UNIVERSITE DE LIEGE
BELGIQUE

VOL. 18. 1946 - 1947

UNIVERSITY OF ARIZONA
JUN 25 1949
LIBRARY

# ARCHIVES
## DE
# L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

1. A. WILLAM. Translocation des Glucides et Origine du Saccharose dans la Betterave.
2. F. DARIMONT et A. MARÉCHAL. Compte rendu de l'Herborisation de la Société Royale de Botanique dans les environs de Liège, les 15 et 16 juin 1946.
3. G. TROUPIN. Action de la lumière et de la température sur la croissance et la sexualité des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* L.
4. P. DEUSE. Tubérisation et auxine.
5. C. SIRONVAL. Expériences sur les stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria hygrometrica* L.
6. R. BOUILLENNE et A. WILLAM. Le Saccharose dans la Betterave.
7. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND, Détermination des facteurs de la rhizogenèse.
8. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Proposition d'une théorie de la Rhizocaline.
9. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Contribution à la théorie de la Rhizocaline,
10. R. NOEL. Le facteur cellulaire dans la rhizogenèse.
11. C. SIRONVAL. Les Radicaux diphénoliques en tant que constituants d'hormones réglant la Néoformation des racines chez le Fraisier des quatre-saisons.
12. R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE - WALRAND, R. NOEL et C. SIRONVAL. Action de quelques substances de croissance ou Hormones végétales sur la fructification des Tomates.
13. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Quelques considérations scientifiques et économiques sur le Photopériodisme.

*[voir suite au verso.]*

*Les Éditions de*
LEJEUNIA
Liège 1948

80.6
71
18

14. L. DELARGE. La culture des Algues en laboratoire.
15. Emma FRITSCHE. Du rôle de la Botanique dans l'enseignement secondaire.
16. A. MARECHAL. Note sur la disparition de plantes rares de la région liégeoise et mesures à prendre en vue de la conservation des espèces menacées.
17. A. MONOYER. L'acrolyse des faisceaux n'est pas un caractère phylétique.
18. M. NIHOUL, Note floristique sur la Campine.
19. E. NIHOUL - GHENNE. Contribution à l'anatomie des Aconits.
20. E. RAMSTAD. Les cellules intercalaires du péricarpe de l'Ortie comme système transporteur.
21. R. RONCART. A propos de la flore adventice des graviers de la Vesdre.
22. A. WILLAM. Note sur la structure vasculaire de quelques Labiées.


**Produits spéciaux pour l'Agriculture**

L'HEXACHLORCYCLOHEXANE SOLVAY

A HAUTE TENEUR EN ISOMÈRE Gamma

*[ INSECTICIDES GAMMASOL 100. 50. 50b et 20 ]*

le 2. 4. D (ACIDE 2. 4. DICHLOROPHENOXYACETIQUE)

HORMONES HERBICIDES
D'UNE PURETÉ ET D'UNE SOLUBILITÉ PARFAITES

SOLVAY et Cie
33. RUE PRINCE ALBERT
BRUXELLES
BELGIQUE

ARCHIVES
DE
L'INSTITUT DE BOTANIQUE
DE
L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE

# SOCIÉTÉ BELGE DE L'AZOTE

ET DES

# PRODUITS CHIMIQUES DU MARLY

RENORY-OUGREE

SOCIÉTÉ ANONYME AU CAPITAL DE 600.000.000 DE FRS

**Adresser la Correspondance : 16 Quai Churchill, LIÈGE**

---

## TOUTE LA GAMME DES ENGRAIS AZOTÉS

SULFATE D'AMMONIAQUE
NITRATE D'AMMONIAQUE
NITRATE DE SOUDE SYNTHÉTIQUE
NITRATE DE CHAUX
CALCIAMMON

---

CYANAMIDE CALCIQUE - S. B. E.

---

## LES SPÉCIALITÉS PHYTOPHARMACEUTIQUES

INSECTICIDES
FONGICIDES
HERBICIDES
HORMONES VÉGÉTALES

## MATÉRIEL de POUDRAGE et de PULVÉRISATION

S.B.A.P.C.M. RENORY-OUGREE

UNIVERSITÉ DE LIEGE
BELGIQUE

VOL. 18. 1946 - 1947

# ARCHIVES
## DE
# L'INSTITUT DE BOTANIQUE

sous la direction
du Professeur Ray. BOUILLENNE

1. A. WILLAM. Translocation des Glucides et Origine du Saccharose dans la Betterave.
2. F. DARIMONT et A. MARÉCHAL. Compte rendu de l'Herborisation de la Société Royale de Botanique dans les environs de Liège, les 15 et 16 juin 1946.
3. G. TROUPIN. Action de la lumière et de la température sur la croissance et la sexualité des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* L.
4. P. DEUSE. Tubérisation et auxine.
5. C. SIRONVAL. Expériences sur Ies stades de développement de la forme filamenteuse en culture de *Funaria hygrometrica* L.
6. R. BOUILLENNE et A. WILLAM. Le Saccharose dans la Betterave.
7. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND, Détermination des facteurs de la rhizogenèse.
8. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Proposition d'une théorie de la Rhizocaline.
9. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Contribution à la théorie de la Rhizocaline,
10. R. NOEL. Le facteur cellulaire dans la rhizogenèse.
11. C. SIRONVAL. Les Radicaux diphénoliques en tant que constituants d'hormones réglant la Néoformation des racines chez le Fraisier des quatre - saisons.
12. R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE - WALRAND, R. NOEL et C. SIRONVAL. Action de quelques substances de croissance ou Hormones végétales sur la fructification des Tomates.
13. R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE - WALRAND. Quelques considérations scientifiques et économiques sur le Photopériodisme.

*[voir suite au verso.]*

*Les Éditions de*
LEJEUNIA
Liège 1948

14. L. DELARGE. La culture des Algues en laboratoire.
15. Emma FRITSCHE. Du rôle de la Botanique dans l'enseignement secondaire.
16. A. MARECHAL. Note sur la disparition de plantes rares de la région liégeoise et mesures à prendre en vue de la conservation des espèces menacées.
17. A. MONOYER. L'acrolyse des faisceaux n'est pas un caractère phylétique.
18. M. NIHOUL. Note floristique sur la Campine.
19. E. NIHOUL - GHENNE. Contribution à l'anatomie des Aconits.
20. E. RAMSTAD. Les cellules intercalaires du péricarpe de l'Ortie comme système transporteur.
21. R. RONCART. A propos de la flore adventice des graviers de la Vesdre.
22. A. WILLAM. Note sur la structure vasculaire de quelques Labiées.

## CORRESPONDANCE et ECHANGES

Pour tout ce qui concerne les ARCHIVES DE L'INSTITUT DE BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE LIÈGE, nous vous demandons de vouloir bien envoyer la correspondance à l'adresse suivante :

M. le SECRÉTAIRE des ARCHIVES de L'INSTITUT DE BOTANIQUE de l'UNIVERSITÉ de LIÈGE.

3, rue FUSCH, LIÈGE. (Belgique).

Publications de l'INSTITUT BELGE pour l'AMÉLIORATION
de la BETTERAVE
13me année - n° 5 - Sept. - Oct. 1945 pp. 255 - 356.

# Translocation des Glucides

et

# Origine du Saccharose

dans

# la Betterave

par

**A. WILLAM**

Docteur en Sciences
Assistant à l'Institut de Botanique
de l'Université de Liège

# SOMMAIRE

INTRODUCTION. 5

CHAPITRE PREMIER.

**La translocation des substances organiques.** 7

§1. Le canal du transport. 8
§2. Étude cytologique du liber. 11
§3. Étude de la nature des substances translo-quées dans le liber. 16
§4. Étude des facteurs déterminant le sens du transport. 19
§5. Les échanges de substance entre le liber et les tissus environnants. 21
§6. Facteurs influençant la vitesse du mouvement. 22
§7. Les théories de la translocation. 23

CHAPITRE II.

**La translocation des glucides et l'origine du Saccharose dans la betterave sucrière.** 27

§1. Le problème de la saccharogénie. 27
§2. La théorie classique de H. COLIN. 29
§3. Les travaux récents. 32

CHAPITRE III.

**Plan de la recherche. - Matériel et méthodes.** 33

§1. Plan de la recherche. 33
§2. Matériel et méthodes. 34

CHAPITRE IV.

**Répartition des glucides dans la betterave.** 37

**A. Contenu glucidique des divers membres de la betterave.**

§1, Plantes adultes. 38

§2. Plantes jeunes. 39
§3. Glucides des limbes. 41
§4. Glucides des pétioles. 44
§5. Résumé et conclusions. 48

**B. Contenu glucidique des divers tissus de la betterave.**

§1. Anatomie du pétiole et de la tige. 50
§2. Étude microchimique qualitative. 51
§3. Teneur en glucides du parenchyme et des faisceaux du pétiole et de la tige. 53
§4. Résumé et conclusions. 55

**Répartition des glucides dans la betterave fourragère.** 56

CHAPITRE V.

**Translocation des glucides dans la betterave.** 59
§1. Gradients en sucre des faisceaux et du parenchyme des pétioles. 91
§2. Variations de la teneur en glucides des limbes comparée à celle des faisceaux et du parenchyme des pétioles. 63
§3. Expériences sur les feuilles détachées. 69
§4. Expériences réalisées en vue de bloquer sélectivement les voies de transport du pétiole vers la tige. 73

CHAPITRE VI.

**Discussion générale.** 81

**Résumé.** 84

**Index bibliographique.** 86

# INTRODUCTION

La Betterave est vraisemblablement une des plantes dont la biologie a été le plus étudiée (*). Et pourtant, des questions importantes, tant au point de vue scientifique qu'industriel, n'ont pas encore reçu de réponses satisfaisantes.

Ainsi, on n'est pas, encore aujourd'hui, fixé sur l'origine du saccharose que l'on rencontre en abondance dans les racines des variétés sucrières.

Certes, on sait qu'initialement, les sucres sont édifiés dans les feuilles grâce aux processus photosynthétiques.

Mais l'analyse révèle que le contenu glucidique des feuilles est tout à fait différent de celui des racines. Les feuilles renferment des sucres réducteurs (glucose, lévulose) en quantité appréciable, du saccharose en proportion minime, de l'amidon, des dextrines, tandis que les racines ne contiennent que des traces de réducteurs, pas de dextrines ni d'amidon mais, par contre, sont gorgées de saccharose.

D'où celui-ci provient-il ?

Sa synthèse a-t-elle lieu dans des endroits déterminés de la tige ou de la racine aux dépens des réducteurs délivrés par les feuilles ?

Doit-on rechercher son origine uniquement dans le saccharose cédé par le bouquet foliaire ?

Faut-il envisager une solution intermédiaire entre ces deux extrêmes ?

Telles sont les questions que nous nous sommes posées et auxquelles nous nous sommes efforcés de répondre au cours de cette recherche.

Le problème de la saccharogénie (**) tel que nous venons de l'énoncer relève avant tout de la fonction de translocation.

Celle-ci est à la fois le plus anciennement et le plus mal connue.

Aussi, avant d'aborder l'étude de la **translocation des glucides et de l'origine du saccharose dans la Betterave,** il s'avère nécessaire de mettre au point l'essentiel de nos connaissances sur ce chapitre important de la physiologie végétale.

Les travaux relatifs à la saccharogénie seront ensuite exposés. Nous examinerons tout particulièrement ceux de H. COLIN dont la théorie est classique. C'est, en effet, à l'heure actuelle, l'hypothèse de cet auteur qui est le mieux assise.

Une partie importante de notre recherche sera consacrée à démontrer que la théorie de COLIN ne résiste pas à la critique ni surtout à l'expérimentation.

---

(*) L'Institut de Recherches Scientifiques de l'Industrie Sucrière Soviétique de l'Ukraine a publié en 1940 une monographie sur la betterave sucrière dont l'index bibliographique ne compte pas moins de 695 références d'auteurs (1940) (112).

(**) Le terme saccharogénie est employé par nous, dans cet exposé, dans son sens industriel, c'est-à-dire : origine du saccharose dans la racine de Bettrave et non dans le sens étymologique.

Les observations, analyses et expériences que nous avons ensuite réalisées durant les années 1942, 43, 44 et 45 nous ont permis d'édifier une théorie originale de la saccharogénie.

Celle-ci repose sur l'analyse et l'expérimentation non plus seulement de membres ou de parties de membres mais de **tissus déterminés.**

Cette recherche a été réalisée sur une variété sucrière (Hilleshög).

Nous avons néanmoins tenu à confirmer notre hypothèse sur une variété fourragère (Zeekendorff).

Il nous a été ainsi permis d'étendre nos conclusions de la variété à l'espèce.

## CHAPITRE PREMIER.

## LA TRANSLOCATION DES SUBSTANCES ORGANIQUES.

En 1935, dans la préface de son livre « The translocation of solutes in plants », CURTIS, O.-T. (*1*) écrit :

« *If one reads the litterature dealing with problems relatively to the translocation of solutes within plants, it soon becomes apparent that, relative to the importance of the subject, very little experimental evidence is available to which one can confidently turn for information and guidance... Very few texts of general botany, or even plant physiology devote more than a paragraphe or two to the subject.* »

Pourtant, parmi les diverses fonctions des plantes, la circulation a été une des premières à être identifiée et étudiée expérimentalement.

MALPIGHI, M. (1679) (*2*) observe que l'eau absorbée au sol par les racines est transportée jusqu'aux feuilles à l'intérieur des tissus ligneux de la tige.

HALES, S. (1727) (*3*) constate qu'une incision circulaire de la tige portant uniquement sur l'écorce empêche la croissance de la portion de la plante en-dessous de l'incision.

Les tissus de la lèvre supérieure de la blessure se développent abondamment tandis que ceux de la lèvre inférieure conservent leur taille.

Les effets de l'annellation ne se font sentir que lorsque la tige est pourvue de feuilles.

DUHAMEL DU MONCEAU (1758) (*4*) dans son traité sur « La physique des arbres » nous décrit des expériences d'annellation, réalisées avec beaucoup de soins (fig. **1**).

A l'époque de KNIGHT, T.-A. (1801) (*5*), la circulation est envisagée sous deux aspects bien distincts :

— circulation de l'eau dans le bois et

— circulation des substances nutritives dans l'écorce.

HARTIG, T. (1837) (*6*), découvre le rôle du liber dans le transport des matières organiques. Il attire l'attention des botanistes sur les tubes à cloisons criblées qui seront appelés, en 1855, par MOLH, H. (*7*) « cellules grillagées ».

Lorsque l'on connut l'importance des sels minéraux puisés dans le sol pour la vie de la plante (BOUSSINGAULT, LIEBIG, SACHS...) on admit tout naturellement que ceux-ci étaient transportés des racines aux feuilles par le courant transpiratoire.

Ainsi, dès le milieu du siècle dernier, la circulation chez les plantes spermaphytes est considérée sous deux aspects bien distincts :

1) circulation des substances élaborées dans le liber

2) circulation de l'eau et des substances minérales dans le bois.

Dans cet exposé nous n'envisagerons que l'étude du transport des substances élaborées composant le « bol alimentaire », et non la translocation des solutions minérales (*).

La translocation des virus et des substances du type hormonal ne sera traitée ici qu'incidemment. A ce sujet, on pourra se référer à l'étude de CRAFTS, A.-S. (1939) (*8*).

Le problème de la translocation des substances organiques a fait l'objet — outre la monographie de CURTIS, O. (1935) (*1*) — d'articles de synthèse de CRAFTS, A.-S. (1938) (*9*), HUBERT, B. (1937) (*10*), MASON, T.-C. et PHYLLIS, E. (1937) (*11*).

Dans ces conditions, notre présente mise au point pourrait paraître superflue.

Cependant, la lecture de ces textes prouve que les auteurs considérés y exposent leurs travaux et y défendent leurs hypothèses plutôt qu'ils n'y font de réelle synthèse du problème.

A notre avis, une vraie mise au point de la fonction de la translocation doit envisager successivement :

1) Le canal du transport (**)
2) La cytologie du liber
3) La nature des substances transportées
4) Les facteurs déterminant le sens du transport
5) Les échanges de substances entre les conduits et les tissus adjacents
6) Les facteurs influençant la vitesse du transport
7) Les principales théories émises à propos de la translocation.

Tel est le plan que nous suivrons dans cette étude bibliographique.

## §1. — LE CANAL DU TRANSPORT.

Nous examinerons d'abord le rôle joué par le liber dans le transport des matières organiques, puis le rôle éventuel joué par le bois.

### A. — Rôle joué par le liber dans le transport des matières organiques.

Le rôle joué par le liber est surtout démontré par les nombreuses expériences d'annellation qui datent comme nous l'avons vu de HALES, S. (1727) (*3*).

Mais d'autres preuves existent.

L'annellation est sans effet sur les plantes à liber interne HANSTEIN, J. (1860) (*12*), WEEVERS, Th. (1928) (*13*).

La nécrose du phloème empêche les sucres de migrer des feuilles vers la tige, QUANGER, H. (1933) (*14*), ESAU (1933) (*15*).

Lorsque le xylème de la feuille de Pomme de terre est détruit par une

(*) L'expression « bol alimentaire » est empruntée à R. BOUILLENNE (1946) (20).

(**) Le rôle joué par le liber dans la translocation du bol alimentaire ayant été mis en doute par certains auteurs, il est nécessaire d'examiner pour débuter les travaux de ceux-ci.

incision, il n'y a pas d'accumulation d'amidon dans cet organe, mais si on touche au phloème, on provoque une accumulation proportionnelle à l'importance de la blessure, SCHNEIDER — ORELLI O. (1909) (*16*).

Nous pourrions multiplier les citations, mais nous estimons qu'à eux seuls les travaux de MASON, T., MASKEL, E. et PHYLLIS, E. qui, depuis 1928, étudient la circulation des substances minérales et organiques sur le Coton, suffisent amplement.

L'importance des travaux de ces auteurs réside dans le fait que ce sont eux qui, les premiers, combinant les expériences d'annellation avec les analyses d'organes et de tissus, ont établi le rôle joué par le liber dans le transfert des sucres, de l'azote ainsi que des matières minérales.

Le canal normal du transfert des glucides dans le Coton est le phloème. Cette affirmation de MASON et de ses collaborateurs repose sur les preuves suivantes : (1928) (*17, 18*)

1) Les variations diverses de teneur en sucre de la feuille se reproduisent quelques heures plus tard dans l'écorce mais non dans le bois.

2) L'annellation de la tige produit un accroissement de la teneur en sucre des feuilles, de l'écorce et du bois de la région au-dessus de la blessure par rapport au témoin.

L'augmentation de la teneur en sucre du bois n'affecte pas spécialement les trachées, mais porte sur l'ensemble du tissus ligneux.

En subdivisant l'écorce en fractions tangentielles, on montre que le sucre transloqué est du saccharose et que le canal dans lequel il se trouve est bien le liber.

3) L'annellation complète du liber arrête le transport. Le contact entre bois et liber n'est pas nécessaire car un papier inséré entre les deux tissus, sur une courte distance, n'affecte pas le transport.

4) L'annellation interrompt le transport du sucre dans la tige mais la même tige annelée ne montre pas d'arrêt du mouvement des colorants dans le bois.

On en conclut que ce sont deux phénomènes fondamentaux différents.

L'azote organique est transporté dans le liber et les preuves sont les mêmes que pour les sucres. MASKELL et MASON (1929-1930) (*19, 21, 22, 23*).

D'autres substances que les substances organiques sont transportées à partir des feuilles grâce au phloème. MASON et MASKELL (1931) (*24*). Le potassium, phosphore, soufre, magnésium, chlore, s'accumulent au-dessus de l'annellation.

Avec la présence d'éléments minéraux dans le liber, nous abordons un aspect nouveau du rôle dévolu à ce tissu conducteur. Sa teneur en matière minérale est même importante, nous le démontrerons dans le § 3.

Comment expliquer leur présence ?

CRAFTS (1938) (*9*) fait à ce propos une réflexion judicieuse. Il n'y a pas lieu, dit cet auteur, de simplifier la circulation dans les plantes en la ramenant à la translocation des sels dissouts dans le bois et de la matière organique dans le liber.

Les sels transportés via le bois jusqu'aux feuilles ne sont pas utilisés entièrement sur place. Une grande partie passe, dans le liber et est par ce canal de nouveau distribuée dans toute la plante soit sous forme de combinaison organique, soit inchangée.

CURTIS (1935) (*1*) et depuis lui, d'autres chercheurs vont même jusqu'à soutenir la thèse que les éléments minéraux puisés dans le sol par les poils radicaux seraient transloqués non dans le bois mais dans le liber.

Il y aurait ainsi simultanément deux mouvements dans le liber : un mouvement apical-basal (substances organiques et substances minérales) et un mouvement basal apical (substances minérales).

Ces questions seront examinées au § 4, lors de l'étude du sens du transport.

La théorie classique du transport des substances organiques dans le liber que nous venons d'exposer, a été récemment battue en brêche.

Certains auteurs prétendent que ce n'est pas le phloème qui est le canal de transport des substances organiques mais le xylème.

Nous allons donc maintenant examiner les travaux qui démontrent le rôle du xylème dans le transport du bol alimentaire.

### B. — Rôle joué par le bois dans le transport des matières organiques.

Les travaux seront divisés en deux groupes : ceux qui traitent du transport apical-basal (*) et ceux qui traitent du transport basal-apical.

**Premier groupe :**

C'est M^me^ BIRCH-HIRCHSFELD (1919-1920) (*25*) qui, la première, mit en doute le rôle du phloème en mettant l'accent sur la difficulté de transport dans le liber de substances telles que les sels de lithium alors que dans le bois, la vitesse du transfert est beaucoup plus grande.

Conclure que le bois est le canal du transport des matières organiques parce que la vitesse de déplacement d'un sel minéral est fort lente dans le phloème alors qu'elle est beaucoup plus considérable dans le xylème, est chose aisée, mais non convaincante.

DIXON, H. (1922) (*26*) et DIXON, H. et BALL, N. (1922) (*27*) dénient toute valeur aux expériences d'annellation car elles aboutiraient à obstruer partiellement le bois.

L'insertion mérite d'être vérifiée car des auteurs comme MAC DOUGAL, D.-T. (1925) (*28*), (1926) (*29*) émettent l'hypothèse que les glucides seraient précisément transloqués dans les portions les plus externes du bois.

Les expériences de CURTIS, O.-T. (1925) (*30*) démontrent qu'il est exact que l'annellation obstrue partiellement le bois lorsque celui-ci est maintenu à l'air libre. Mais il en est tout autrement lorsque la coupe est protégée par de la paraffine, plastaline, vaseline, beurre de cacao, etc...

Il en est de même des expériences de MASON et MASKELL (1928) (*18*,

(*) La question de sens du transport qui sera traitée au § 4, intervient ici uniquement pour faciliter la clarté de l'exposé.

*19*) qui confirment les résultats de CURTIS, O.-T. et réfutent ceux de DIXON, H.

Quant à ceux de MAC DOUGALL, D.-I., ils ne sont pas probants; les techniques d'extraction et de dosage des glucides employées par cet auteur étant sujettes à caution.

**Deuxième groupe :**

Si l'hypothèse du transfert apical-basal des matières organiques dans le bois ne se soutient guère, il n'en est pas de même de celle qui consiste à admettre que le bois intervient dans le transport basal-apical.

La rapide mobilisation au printemps des réserves emmagasinées dans les tissus ligneux de certaines tiges ou dans les racines de nombreux arbres et leur transfert vers les extrémités en voie de croissance, semble plaider en faveur du rôle du bois dans ce transport.

Les travaux de HARTIG, Th. (1858) (*31*) heureusement complétés par CURTIS, O.-T. (1920) (*32*, *33*) et surtout ceux de LECLERCQ du SABLON (1906) (*34*) démontrent qu'il peut exister un transfert basal apical dans le bois.

Mais ce phénomène est saisonnier et propre à certaines espèces.

Contrairement à ce que ATKINS, W. (1916) (*35*) affirme, le transfert des glucides dans le bois n'est pas une fonction principale de celui-ci mais accessoire.

Nous conclurons ce paragraphe par l'affirmation de MANGHAM, S. (1922) (*36*) basée sur les travaux de ses devanciers et sur ses travaux personnels (1910-1911) (*37*), (1917) (*38*).

« *The liber is the main channel for the removal of the organic materials formed in foliage.* »

## § 2. — ETUDE CYTOLOGIQUE DU LIBER.

« *Pour arriver à une conclusion sur le rôle d'un organe ou l'un tissu, il faut d'abord en connaître la structure, le développement, en un mot, toute son histoire.* »

de JANCZEWSKI (1882) (*45*).

Le liber (*) découvert par HARTIG, Th. (1837) (*6*) a été étudié au début par VON MOLH, H. (1855) (7); NAGELI, C. (1858) (*39*), (1861) (*40*), (1863) (*41*); DE BARY, A. (1877) (*42*); HANSTEIN, N. (1864) (*43*).

Ces pionniers publièrent diverses notes sur le sujet, que l'on peut résumer comme suit :

Le liber est un tissu complexe comprenant diverses catégories de cellules :

---

(*) Les anciens botanistes désignaient sous le nom de **liber** l'enveloppe des fibres péricycliques et libériennes souvent disposées par couche alternant avec des parenchymes; elles peuvent se détacher les unes aux autres comme les feuilles d'un livre suivant les lignes de moindre résistance constituée par du parenchyme (d'où le nom de ce tissu, de liber, livre) H. LECOMTE (1889) (48).

1) les cellules criblées, allongées, placées bouts à bouts en files longitudinales et possédant des parois transversales perforées recouvertes d'un cal;

2) les cellules annexes plus petites que les tubes criblés et voisinant avec ceux-ci;

3) les cellules de parenchyme et les fibres.

La fin du XIX^me^ siècle est la période classique au point de vue de l'étude du liber. Elle débute avec les recherches de WILHEM, K. (1880) (*44*). Ensuite viennent les travaux importants de JANCZEWSKY, E. (1882) (*45*), RUSSOW, M. (1882) (*46*), FISCHER, A. (1885) (*47*), LECOMTE, H. (1889) (*48*), KUHLA, Fr. (1900) (*49*), STRASBURGER, E. (1901) (*50*).

Tous traitent de l'histologie et de la cytologie du liber mais s'intéressent surtout aux tubes criblés.

On peut trouver dans les articles de PERROT, E. (1899) (*51*) et de HILL, A. (1905) (*52*) l'analyse détaillée de ces travaux.

Nous nous contenterons d'en dégager les données principales.

Le tube criblé, contrairement à l'opinion ancienne, ne peut pas être considéré dans toutes les plantes à liber comme une cellule à morphologie identique et à évolution semblable.

Les cloisons criblées limitant le tube à ses deux extrémités peuvent être, suivant les espèces, perpendiculaires ou obliques par rapport à l'axe longitudinal de la cellule.

De même, il peut exister ou non des plages perforées sur les parois latérales.

Mais c'est surtout dans les phases de leur évolution que les tubes criblés diffèrent.

C'est ainsi que JANCZEWSKY, E. (1882) (*45*) divise la vie des tubes criblés des Dicotylées en quatre époques : évolutive, active, transitoire et passive.

Durant la **période évolutive,** la cellule mère se divise et donne naissance à une cellule de parenchyme ou une cellule annexe et à un futur tube criblé. Les pores des parois, ou les cloisons transversales toutes entières de cet élément se recouvrent de substances calleuses puis le perforent.

Dès que les cribles apparaissent, commence la **période active.** Elle est caractérisée par la structure des cribles. Pendant toute cette période, le protoplasme des tubes voisins et des cellules annexes est en communication mais il renferme une quantité plus ou moins grande de substances muqueuses protéiniques et quelquefois de l'amidon. Cette période dure quelques mois ou quelques années. Il est des tubes qui ne subissent pas l'influence des saisons, exemple l'Aristoloche, d'autres comme la Vigne se ferment avant l'hiver et s'ouvrent au printemps.

Durant la **période transitoire,** les éléments du tube perdent peu à peu leur contenu, les cribles se ferment par des cals et se rouvrent ensuite par dissolution complète de la substance calleuse.

Les tubes inertes, dépourvus de matières organiques, entrent alors dans leur **phase passive.**

RUSSOW, M. (1882) (*46*) critique et complète les travaux de WILHEM, K. et de JANCZEWSKY. Mais nous devons déplorer l'absence totale de figures, fait qui enlève une partie de l'importance de son mémoire.

D'après celui-ci, la communication entre deux tubes voisins s'établit grâce aux filets de substances mucilagineuses qui traversent perpendiculairement le crible durant la période active. Quant au protoplasme, il est à ce moment réduit à une couche pariétale, il est très extensible et de structure grossière.

RUSSOW, M. ne peut affirmer qu'il y ait connexion entre le protoplasme des tubes d'une même file, que dans le cas de la Courge.

Il ne peut se prononcer sur la nature du cal mais se refuse à voir en celui-ci un produit de transformation de la cellulose comme WILHEM, K. l'avait proposé.

FISCHER, A. (1885) (*47*) montre que les masses glaireuses accumulées sur les cribles manquent toujours sur les matériaux frais mais apparaissent aussitôt qu'on pratique une section transversale.

LECOMTE, H. (1889) (*48*) s'occupe surtout du développement de la paroi criblée et de l'évolution du contenu des tubes criblés. Il montre sur du matériel vivant, observé en solution isotonique, que les tubes criblés sont initialement pourvus d'un noyau, de protoplasme granuleux et de vacuoles. Dans la suite, le protoplasme se réduit à une mince couche pariétale dépourvue de vitalité propre.

Ce protoplasme, au cours de son évolution, se modifie considérablement; des masses épaisses, mucilagineuses, y apparaissent.

Le noyau alors disparaît et il s'accumule, au centre du tube, un liquide plus ou moins riche en matières albuminoïdiques. Cette vacuole est fort aqueuse chez le monocotylées tandis que chez les dicotylées elle est de consistance variable.

Quant au crible, voici quelle est, selon cet auteur, son développement :

La cloison transversale est initialement d'épaisseur inégale; les dépressions se correspondent deux à deux de chaque côté de la membrane mais celle-ci n'est pas perforée de part en part. En ces points, la membrane n'est pas cellulosique mais composée d'une autre substance qui, par un développement exagéré, donne naissance au cal. Des stries percent le cal dans la suite et ce sont des filaments mucilagineux.

Comme on peut le constater, les observations faites par les auteurs classiques ne concordent pas toujours.

Il faudra attendre les travaux modernes pour mettre un lien entre celles-ci.

Parmi les auteurs actuels spécialisés dans l'étude du phloème, nous citerons :

CRAFTS, A.-S. (1931) (*53*), (1932) (*54*), (1933) (*55*), (1934) (*56*), (1936) (*57*), (1939) (*58*); HUBERT, Br. (1932) (*59*), (1937) (*10*); HUBERT, Br. et ROUSCHAL, E. (1938) (*60*); ESAU, K. (1934) (*61*), (1935) (*62*), (1936) (*63*), (1938) (*64*), (1939) (*65*) (*).

(*) Monsieur le Professeur Martens de l'Université de Louvain nous a obligeamment fourni à propos de la cytologie du liber, de nombreux renseignements qui nous ont grandement facilité notre étude bibliographique. Que Monsieur le Professeur Martens veuille bien trouver ici l'expression de nos sincères remercîments.

D'après les travaux de ces auteurs et surtout ceux de CRAFTS, A. S., les jeunes tubes criblés apparaissent comme des cellules sphéroïdes ou cylindriques avec noyau, protoplasme, vacuoles, plastides comme une cellule ordinaire de parenchyme.

Le courant protoplasmique est visible ainsi que les cordons. Les plastides accumulent de l'amidon (fig. *2, 3*).

Le début de la spécialisation du tube est marquée par l'apparition au sein de la cellule de masses glaireuses ou « système glaireux » dont on ne connaît ni la provenance ni la composition.

A ce moment le noyau commence à se désintégrer.

Le protoplasme prend une position pariétale mais les limites entre cytoplasme et vacuoles deviennent moins distinctes. C'est ainsi que les plastes entrent dans la vacuole. Et pour finir on ne distingue plus qu'une masse mucilagineuse centrale produite par l'union des différents systèmes glaireux et des restes des vacuoles.

Ces systèmes glaireux s'accumulent surtout sur chaque face des parois transversales criblées (fig. *4*).

Quant au protoplasme, il ne forme le plus souvent, à ce stade de l'évolution du tube, qu'une mince pellicule. Il est difficile de se rendre compte si le protoplasme est à l'état vivant ou mort.

Non seulement le contenu de la cellule mais aussi les membranes subissent de profonds changements durant la vie du tube criblé.

La membrane primaire possède de nombreuses ponctuations primordiales traversées par des plasmodesmes.

Bientôt la cellule réduit en épaisseur la membrane aux endroits des ponctuations tandis qu'ailleurs celle-ci s'épaissit par apposition de cellulose.

Les plasmodesmes augmentent de volume et fusionnent parfois entre eux par dissolution des parties intermédiaires de la membrane.

Le crible est ainsi ébauché; alors apparaît le cal localisé d'abord autour des plasmodesmes.

Le cal continue à se développer progressivement sur les deux faces de la plaque criblée et comprime les cordons. Il est malaisé de préciser la nature de ceux-ci (protoplasme ?, substances glaireuses ?).

Le tube criblé peut-être oblitéré complètement par le développement du cal. Celui-ci se dissout dans la suite et le tube criblé se vide de son contenu Il est alors voué à l'écrasement. Les membranes non lignifiées ne sont pas, en effet, capables de résister à la pression des cellules vivantes voisines.

ESAU, K. a fort bien décrit ce phénomène chez la Betterave et elle conclut à la durée fort brève de la vie des tubes criblés pour cette plante (*61*).

L'esquisse que nous venons de brosser de la vie du tube criblé peut paraître satisfaisante de prime abord mais elle renferme de nombreux points en rapport avec la translocation (*) qui n'ont pas reçu de solution.

---

(*) Remarquons qu'il n'est pas prouvé expérimentalement que dans le liber le tube criblé est le canal effectif du transport. C'est uniquement en se basant sur l'aspect spécial de ces cellules qu'on en a déduit leur rôle.

Parmi les principaux nous citerons :

— la structure du protoplasme;

— l'intercommunication des tubes criblés;

— la nature du cal qui par son plus ou moins grand développement règle le transport à travers le crible.

CRAFTS, A.-S. (1939) (*8*), ABBE, L. et CRAFTS, A.-S. (1939) (*66*) estiment qu'il n'est pas possible de plasmolyser un tube criblé complètement formé tandis que PHYLLIS, E. et MASON, T.-C. (1936) (*67*); MASON, T.-C. et PHYLLIS, E. (1937) (*11*); HUBERT, Br. et ROUSCHALL, E. (1938) (*60*) n'acceptent pas cette manière de voir.

La question mérite une réponse car nous estimons qu'aucun progrès sérieux, dans la connaissance de la fonction de translocation, ne peut être obtenu aussi longtemps que la notion de perméabilité du protoplasme n'est pas tranchée.

Le problème de la nature des cordons qui relient les tubes n'a pas fait de progrès depuis l'époque classique; il est aussi capital que celui de la structure du protoplasme.

Quant au cal, il serait, d'après MANGIN, L. (1882) (*68*), constitué d'une substance spéciale qu'il appelle callose. On la rencontre dans de nombreux types de cellules.

Les travaux concernant la nature de cette substance se résument à des réactions histochimiques (coloration en bleu par le bleu Coton). Elle est insoluble dans les solvants ordinaires et même la liqueur de Sweitzer. Sa nature chimique même approchée est inconnue.

En résumé, le tissu libérien est fort complexe. L'élément considéré à priori comme essentiel pour la circulation des substances élaborées est le tube criblé.

A l'origine, cette cellule est normale. Elle subit dans la suite des transformations profondes qui portent à la fois sur le contenu et les membranes.

Des amas glaireux apparaissent dans le protoplasme. Le noyau se fragmente et disparaît. Le protoplasme se réduit progressivement à une fine pellicule pariétale tandis que le centre de la cellule est occupé par une grande vacuole de consistance variable renfermant des substances glaireuses.

Les membranes transversales se garnissent de pores qui proviennent de l'élargissement des ponctuations des cellules jeunes. Le diamètre des pores est réglé par le développement du cal qui les entoure. Celui-ci peut croître jusqu'à complète obstruction.

En fait, on ne sait pas à quel moment de leur évolution les tubes criblés deviennent et cessent d'être fonctionnels.

Cette fonction de translocation des tubes criblés, nous allons maintenant l'étudier et, en premier lieu, déterminer quelles sont les substances qui sont transportées.

## § 3. — ETUDE DE LA NATURE DES SUBSTANCES TRANSLOQUEES DANS LE LIBER.

Il n'existe pas de travaux qui traitent de la nature des substances transloquées dans les tubes criblés.

Il n'y en a que quelques uns qui ont trait aux produits transportés dans le liber.

**La plupart des auteurs se sont contentés, en effet, d'analyser des organes ou des portions d'organes. Les résultats obtenus par cette technique ne peuvent être pris en considération dans l'étude de la translocation. Ils ne permettent pas, en effet, de faire une distinction nette entre les substances constitutives ou mises en réserve dans ces organes et les substances qui sont réellement en mouvement.**

L'analyse des tissus conducteurs libériens n'a pu encore être réalisée que d'une manière fort imparfaite sur les plantes ligneuses.

MASON, T.-C. et MASKELL, E.-S. (1928) (*18, 17*) ont pu déterminer (voir § 1, A) que les glucides contenus dans le liber de l'écorce de la tige de Coton étaient composés uniquement de saccharose.

A l'heure actuelle, ce sont encore les travaux relatifs aux exsudats qui nous fournissent les données les plus précises sur la nature des substances transloquées.

CRAFTS (1936) (*57*) compare dans Cucurbita, cultivée en solution nutritive, l'exsudat du phloème à l'exsudat du xylème.

Il met au point une technique qui permet de séparer, l'une de l'autre, les deux exsudations. Elle consiste en résumé à bloquer l'exsudat du phloème, in situ, en le coagulant par la chaleur et récolter un exsudat de xylème pur. L'exsudat du phloème est obtenu par une légère incision fréquemment renouvelée.

En juillet, **l'exsudat du xylème** coule sans arrêt, en grande quantité. En voici les caractéristiques :

pH = 5,5

Poids sec = 0.6 %

Non coagulable par la chaleur, ni alcool.

**L'exsudat du phloème** coule lentement 0.01 à 0.03 cc./minute, s'arrête rapidement si on ne renouvelle pas continuellement l'incision. L'analyse révèle :

pH = 7,3

Poids sec = 4 %

Coagulable par la chaleur et l'alcool.

MOOSE, C. (1938) (*69*) dose quantitativement l'exsudat du phloème et la sève foliaire de *Fraxinus americana* et *pensylvatica, Platanus occidentalis, Robinia pseudo acacia* et *Curcubita* aux points de vue suivants :

pH, sucres totaux et réducteurs, Ca, Mg, K, Li, nitrate, N total.

La méthode utilisée pour l'obtention des exsudats du phloème est celle

de MUNCH, E. (incision à 45°) pour les espèces ligneuses et celle de CRAFTS, A.-S. pour Cucurbita.

Quant à la sève du parenchyme, elle est obtenue par pression après fixation du matériel par l'action du froid et réchauffement.

Les tableaux I, II, III, IV tirés du travail de l'auteur résument ses analyses.

MOOSE, C. montre clairement la forte teneur en matières organiques des substances en mouvement dans le liber. Mais nous devons également constater que ce même tissu conducteur renferme des substances minérales en quantité plus importante que le parenchyme foliaire. Notons toutefois que la comparaison rigoureuse entre les deux sèves ne peut pas soutenir, cer le mode d'obtention de celles-ci est différent.

En résumé, MOOSE, C. et CRAFTS, A.-S. démontrent :

1) l'alcalinité du « bol alimentaire » dans toutes les plantes examinées alors que le pH du parenchyme des feuilles est acide;

2) la forte teneur en composés azotés organiques colloïdaux en mouvement dans le liber;

3) le pourcentage élevé de l'exsudat en glucides surtout riche en saccharose;

4) la présence de substances minérales transloquées telles que le Ca, Mg, K, N et Li.

L'examen des exsudats est appelé à apporter une contribution importante à l'étude de la nature des substances transportées dans le liber.

Malheureusement, dans de nombreuses plantes herbacées, on se heurte, en l'appliquant, à de sérieuses difficultés inhérentes à la faible quantité de matières soumises à l'analyse et à la petitesse des faisceaux.

La question qui se pose maintenant est de savoir si ces substances que l'analyse à révélées se meuvent dans le liber dans des sens déterminés.

TABLEAU I.

**Phloem exudate analysis**

MOOSE (1938) (69).

| | Fraxinus pennsylvatica var. lanceolata | | Robinia pseudo-acacia | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Sep. 1 | Aug. 20 | Sept. 1 | Sept. 15 | Aug. 5 | Aug. 5 |
| Tree No | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| pH | 7,58 | 7,20 | 7,4 | 7,36 | 7,23 | 7,25 |
| Ca mg/cc. | 1,04 | 1,33 | 0,90 | 0,44 | 0,72 | 0,72 |
| Mg mg/cc. | 0,61 | 0,21 | 0,38 | 0,15 | 0,39 | 0,38 |
| K mg/cc. | 0,37 | 0,58 | 1,14 | 1,21 | 0,90 | 0,95 |
| Li mg/cc. | trace | trace | trace | trace | trace | trace |
| Reducing sugars mg/cc. | 3,41 | 3'81 | 2,08 | 4,78 | | 0,51 |
| Sucrose mg/cc. | 107,99 | 118,09 | 177,82 | 147,94 | | 199,94 |
| Total sugars mg/ cc. | 111,4 | 121,9 | 179,9 | 152,72 | | 200,45 |
| Nitrate nitrogen mg/ cc. | 0,12 | | | | | 0,135 |
| Total nitrogen mg/ cc. | 0,49 | | | | | 0,56 |

TABLEAU II.
**Phloem exudate analysis**
MOOSE (1938) (69).

| | Platanus occidentalis | | | | Cucurbita maxima | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Sept. 20 | Aug. 30 | Aug. 30 | Sept. 10 | Feb. | Feb. |
| Tree No | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 |
| pH | 7,35 | 7,31 | 7,28 | 7,31 | 8,1 | 8,0 |
| Ca mg/cc | 1,26 | 1,26 | 0,76 | 0,84 | 0,18 | 0,07 |
| Mg mg/cc | 0,66 | 0,24 | 0,28 | 0,19 | 0,06 | 0,10 |
| K mg/cc | 0,96 | 0,80 | 0,90 | 0,90 | 0,24 | 0,20 |
| Li mg/ cc | 0,08 | 0,04 | 0,08 | 0,158 | none | none |
| Reducing sugars mg/cc | 86,4 | 67,3 | | 56,5 | 4,83 | 2.07 |
| Sucrose mg/cc | 1,90 | 40,3 | | 48,4 | 2,83 | 3,33 |
| Total sugars mg/cc | 88,30 | 107,6 | | 104,9 | 7,66 | 5,4 |
| Nitrate nitrogen mg/cc | 0,203 | | | | | |
| Total nitrogen mg/cc | 0,28 | | | | | |

TABLEAU III.
**Parenchyma sap analysis.**
MOOSE (1938) (69).

| | *Fraxinus americana* | | *Fraxinus pennsylvatica var. lanceolata* | | *Robinia pseudo-accacia* | *Platanus occident.* | *Cucurbita maxima* |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | June 5 | June 5 | June 5 | June 5 | June 5 | June 5 | June 5 |
| Tree No. | 2 | 3 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 |
| pH | 5,63 | 5,70 | 5,44 | 5,80 | 6,82 | 4,93 | 6,11 |
| Ca mg/cc. | 0,72 | 1,08 | 1,08 | 0,72 | 0,90 | 1,19 | 0,54 |
| Mg mg/cc. | 0,38 | 0,64 | 0,58 | 0,32 | 0,32 | 0,69 | 0,12 |
| K mg/cc. | 0,86 | 1,03 | 0,93 | 0,64 | 1,07 | 0,74 | 0,69 |
| Li mg/cc. | trace | trace | trace | trace | trace | trace | trace |
| Reducing sugars mg/cc. | 13,66 | 12,07 | 12,01 | 6,36 | 3,1 | 10,26 | 3,50 |
| Sucrose mg/cc. | 2,20 | 1,87 | 7,18 | 4,06 | 1,68 | 5,45 | 1,33 |
| Total sugars mg/cc. | 15,86 | 13,94 | 19,19 | 10,42 | 4,78 | 15,71 | 4,83 |
| Nitrate nitrogen mg/cc | 0,045 | 0,045 | 0,087 | 0,077 | 0,104 | 0,098 | 0,075 |
| Total nitrogen mg/cc. | 0,070 | 0,056 | 0,28 | 0,112 | 0,14 | 0,14 | 0,84 |

TABLEAU IV.
**Phloem exudate analysis of Fraxinus americana.**
MOOSE (1938) (69).

| | Sept. 2 | Sept. 20 | Sept. 10 | Aug. 1 | Aug. 1 | Aug. 5 | Aug. 15 | Aug. 15 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Tree No | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | Av. |
| pH | 7,15 | 7,07 | 7,30 | 7,05 | 7,20 | 7,49 | 7,25 | 7,22 |
| Ca mg/cc | 1,18 | 1,09 | 1,04 | 0,55 | 0,76 | 0,86 | 0,34 | 0,83 |
| Mg mg/cc | 0,53 | 0,21 | 0,44 | 0,18 | 0,32 | 0,36 | 0,24 | 0,33 |
| K mg/cc | 0,99 | 0,45 | 0,64 | 1,20 | 1,02 | 0,58 | 1,12 | 0,86 |
| Li mg/ cc | trace | trace | trace | trace | trace | trace | trace | trace |
| Reducing sugars mg/cc | 11,12 | trace | 0,84 | 0,22 | 30,18 | 2,64 | 1,98 | 7,83 |
| Sucrose mg/cc | 72,64 | 70,54 | 77,40 | 102,18 | 65,46 | 93,71 | 86,45 | 81,20 |
| Total sugars mg/cc | 83,76 | 70,55 | 78,24 | 102,4 | 98,64 | 96,35 | 88,43 | 88,34 |
| Nitrate nitrogen mg/cc | | 0,11 | 0,095 | | | | | 0,103 |
| Total nitrogen mg/cc | | 2,45 | 3,64 | | | | | 3,05 |

## § 4. — ETUDE DES FACTEURS DETERMINANT LE SENS DU TRANSPORT.

Il y a lieu de faire une distinction entre le transport des substances organiques et le transport des substances minérales dans le liber.

### 1. — Transport des substances organiques.

Les expériences classiques d'annellation des plantes ligneuses montrent que le liber est le siège habituel d'un courant apical-basal du « bol alimentaire » durant la période végétative des plantes.

Cependant, ce sens peut-être basal-apical dans une jeune pousse souterraine, dans la tige florifère de plantes comme la Betterave qui emmagasine dans leur racine des réserves nutritives abondantes.

En général, le sens est déterminé par la position relative de la source de matières organiques et de la région d'utilisation de ces mêmes matières. MASON, T.-C. et MASKELL (1928) (*18*) ont démontré ce phénomène sur le Coton.

Le mouvement normal peut-être inversé endéans quelques heures si on renverse expérimentalement la position relative de la source et de la région d'utilisation.

Ces considérations sont surtout valables pour les plantes ligneuses.

Il n'en est pas toujours de même dans les plantes herbacées. LEONARD (1939) (*70*) montre que si le sucre emmagasiné dans la racine d'une jeune Betterave peut remonter dans les feuilles inanitiées, il n'en est pas de même pour les Betteraves adultes où la nette polarité dans le transport ne peut être changée. Cette polarité n'existe pas dans les jeunes feuilles. D'après LEONARD elle serait due non à l'action du phloème mais à celle des cellules parenchymateuses voisines du liber de la feuille.

### 2. — Transport des substances minérales.

Lors de l'étude du canal du transport (§ 1), nous avons soulevé la question de la translocation des substances minérales dans le liber. L'étude de la nature des substances en mouvement (§ 3) nous a par ailleurs montré que les éléments minéraux se rencontrent dans ce tissu en quantité importante.

Il est donc nécessaire, si nous voulons être complet, d'envisager maintenant quel est le sens du transport de ces éléments.

Est-il le même que celui des substances organiques ou existe-t-il au sein du liber des courants de matières en sens opposés ?

C'est CURTIS, O.-T. qui, le premier, en 1920 (*32*, *33*), tenta de mettre en évidence le rôle joué par le liber dans le transfert basal-apical de l'azote.

Les travaux de cet auteur (1923-1925) (*71*), repris dans sa monographie (1935) (*1*) sur la translocation et ceux de 1937 (*72*) ne sont pas à l'abri de critiques.

CURTIS constate que, sur des rameaux de Saule annelés par exemple, le transport basal-apical de l'azote est très réduit tandis qu'il est à peu près normal dans des rameaux privés de bois mais à écorce intacte.

PALMQUIST (1938) fait les critiques suivantes de ce travail :

1) le nombre d'exemplaires utilisés est nettement insuffisant (une dizaine) ;

2) CURTIS, O.-T. conclut à un mouvement en sens inverse des sucres et de l'azote dans le liber ; il démontre plus ou moins celui de l'azote mais ne dose pas les sucres.

Cette question du transport simultané de substances en sens opposé dans le phloème a suscité des recherches assez nombreuses. Citons parmi les principales :

MASON, MASKELL et PHYLLIS (1936) (*73*, *74*) ; FISCHER (1936) (*75*) ; GUSTAFSON et DARKEN (1937) (*76*) ; BIDDULPH (1939) (77) (1941) (*78*) ; PALMQUIST (1938) (*79*), (1939) (*80*).

Les résultats sont loin d'être homogènes.

Néanmoins il s'avère qu'**expérimentalement on peut créer deux courants en sens inverse dans le phloème.**

Le travail de PALMQUIST est à ce sujet démonstratif. SCHUMACKER, W. (1933) (*81*) montre que la fluorescéine se meut dans le phloème. PALMQUIST utilise cette observation.

Il expérimente sur des Haricots qui, comme on le sait, ont des feuilles composées.

La foliole terminale de la feuille est immergée dans la fluorescéine. Cette substance passe dans le pétiole et entre dans les autres folioles par l'unique faisceau libéro-ligneux du pétiolule.

Si ce mouvement a lieu à l'obscurité alors que les folioles se vident de leurs glucides, il devient évident que le liber peut être le siège d'un mouvement simultané de substances dans des sens opposés. C'est ce qu'observe PALMQUIST.

Des combinaisons minérales (P — N) peuvent emprunter, tout comme la fluorescéine, dans leur mouvement basal-apical, le liber, lorsqu'expérimentalement on supprime totalement ou partiellement le bois.

Mais ces résultats n'impliquent pas nécessairement que le phloème est le canal du transport normal des substances minérales en mouvement des racines vers les feuilles.

Ce que l'on peut actuellement admettre, c'est que les sels en solution montent dans la tige par le bois et, à condition qu'ils soient mobiles, sont réexportés dans le liber en même temps que les produits élaborés. CRAFTS (1938) (*9*), PHYLLIS, E. et MASON, T.-C. (1940) (*82*).

La question du sens du transport est comme on le voit loin d'être résolue. Elle est d'ailleurs compliquée.

Une des principales difficultés réside dans le fait que le liber ne peut pas être considéré comme un conduit étanche. Tout au long du parcours, des échanges de substances doivent nécessairement avoir lieu entre les tissus conducteurs et les tissus environnants afin de pourvoir à l'alimentation de toutes les cellules et d'éliminer les déchets du métabolisme.

C'est ce point de vue que nous allons examiner dans le § 5.

## § 5. — LES ECHANGES DE SUBSTANCES ENTRE LE LIBER ET LES TISSUS ENVIRONNANTS.

Cet aspect particulier du problème de la translocation n'a guère encore été envisagé.

La plupart des auteurs en sont toujours au stade des analyses d'organes ou de portions d'organes mais non de tissus déterminés.

Les études ont été plus poussées en ce qui concerne la pénétration et le transport des substances minérales dans des tissus déterminés (*).

En ce qui concerne les échanges de substances entre le liber et les tissus environnants, on ne peut guère citer que les travaux de MASON, T.-C., MASKELL, E.-J. et PHYLLIS, E. (1928) (*17*, *18*) (1933) (*83*).

Ces auteurs ont montré que la même substance peut avoir des concentrations très différentes dans des tissus contigus. Des mouvements peuvent s'y effectuer à l'encontre des lois de la diffusion.

Par exemple, MASON, T.-C., MASKELL et PHYLLIS constatent que la concentration en sucres totaux de l'écorce de Coton est supérieure à celle de la feuille. Ils expliquent le mouvement des glucides comme suit :

Les sucres se meuvent dans le parenchyme foliaire jusqu'aux petites nervures selon des concentrations décroissantes. Au niveau des cellules annexes, le saccharose s'accumule avant de pénétrer dans les tubes criblés.

Examinant d'autre part (1936) (*67*) les échanges de substances dans la corolle de la fleur de Coton au moment de l'anthèse, ces mêmes auteurs observent un changement de coloration de la corolle lorsque celle-ci se vide de ses substances.

Les pétales passent du jaune au rouge mais les veines restent jaunes et turgescentes alors que le parenchyme est devenu depuis longtemps rouge.

Ici encore, lors du passage du tissu parenchymateux au tissu conducteur, interviennent des modifications d'ordre chimique.

* * *

L'étude du mouvement d'une matière quelconque nécessite la connaissance de la nature du mobile, de sa direction, de son sens et de sa vitesse.

Dans la présente mise au point, le mobile est la sève élaborée.

La direction du liquide en mouvement est liée aux canaux qui le contiennent, c'est-à-dire les tubes criblés du liber.

Le sens est normalement apical-basal mais il peut être inverse.

De plus, les conduits n'étant pas étanches, des échanges de matière en solution ont lieu tout le long du parcours.

Tous ces points ont été passés en revue respectivement dans les paragraphes 3, 1 et 2, 4, 5.

Pour être complet, il nous reste le dernier point à examiner, c'est-à-dire la vitesse du mouvement. Ce sera le paragraphe 6.

---

(*) On consultera à ce sujet les travaux de P. PREVOT et F.-C. STEWARD (1936) (97) : F.-C. STEWARD, P. PREVOT, J.-A. HARRISSON (1942) (98).

## § 6. — FACTEURS INFLUENÇANT LA VITESSE DU MOUVEMENT.

La vitesse avec laquelle les substances organiques sont transportées dans le liber n'a pas fait l'objet de mesures directes.

Elle a, par contre, été calculée par quelques auteurs d'une manière fort approximative.

Ils se basent sur la quantité de substance accumulée dans un organe donné pendant un temps déterminé. D'autre part, ils évaluent le volume et la longueur des canaux qui effectuent le transport ainsi que la teneur de la sève en la substance considérée.

DIXON (1922) (*26*, *27*) estime que dans un tubercule de Pomme de terre qui atteint un poids de 210 gr. en 100 jours de végétation active, la vitesse de déplacement des substances organiques dans le stolon est de l'ordre de 50 cm./heure. L'auteur prend 0.0042 cm² comme surface des tissus conducteurs et 10 % comme concentration de la solution en mouvement.

CRAFTS, A.-S. (1933) (*55*) a fait des calculs identiques sur la même plante. La vitesse de déplacement est de l'ordre de 19 cm./heure si l'on considère que le phloème, dans son ensemble, prend part au transfert et 23 cm./heure si on limite le transport aux tubes criblés.

Le même auteur (1932) (*54*) s'adressant à Curcubita estime que la vitesse de translocation vers les fruits du « bol alimentaire » est de l'ordre de 24 cm./heure.

La vitesse de l'écoulement de l'exsudat du phloème (voir paragr. 3) est de 270 cm./heure.

SCHUMACKER, W. (1933) (*81*), MASON, T.-C. et LEVIN, C.-S. (1926) (*84*) et d'autres ont fait des calculs analogues.

Il serait souhaitable d'avoir des informations plus précises non seulement sur la vitesse proprement dite mais aussi sur les facteurs internes et externes qui influencent celle-ci.

L'action de la température et des anesthésiques a été abordée :

CURTIS, C.-T. (1929) (*85*), DELEANO, N. (1911) (*86*), STANESCU, P. (1933) (*87*), CRAFTS, A.-S. (1939) (*8*), CURTIS, O.-T. et HARTIG (1936) (*88*).

L'ensemble des résultats est assez concordant.

Il faut atteindre des températures voisines de zéro degré pour arrêter le transfert des substances organiques; l'arrêt peut également être obtenu par des températures élevées.

Les anesthésiques ralentissent et même bloquent la circulation.

MASON, T.-C. et MASKELL, E.-J. (1928) (*18*) signalent que la vitesse de transport des sucres vers les fruits de Coton est quatre fois plus rapide le jour que la nuit.

Lorsque l'on enlève des fractions d'écorce de manière à réduire le canal du transport, on diminue la quantité de sucre passant dans la tige, mais la vitesse du mouvement à travers l'unité de surface est accrue.

L'action des anesthésiques et de la température semble indiquer que la circulation dans le phloème est, en partie tout au moins, sous la dépendance de cellules vivantes.

Les expériences sur le métabolisme respiratoire renforcent encore cette opinion.

Ainsi CURTIS, O.-T. (1929) (*89*) constate que la teneur en glucides des feuilles de Haricots rouges n'est guère modifiée par un revêtement du pétiole . Mais, lorsque l'on emprisonne les pétioles dans des tubes contenant de l'azote à faible pression, la teneur en glucides des limbes augmente.

CURTIS en conclut que le transport est arrêté.

MASON, T.-C. et PHYLLIS, E. (1936) (*90*) enregistrent des résultats identiques sur le Coton et ils concluent à la nécessité de cellules vivantes pour le transport.

Tous les auteurs qui se sont occupés de l'étude de la translocation n'admettent pas que celle-ci soit sous la dépendance de cellules vivantes.

Nous abordons ainsi les deux grands groupes de théories relatives à cette fonction que nous traiterons dans le paragraphe 7.

## § 7. — LES THEORIES DE LA TRANSLOCATION.

L'état actuel de nos connaissances concernant les divers aspects de la translocation des matières élaborées ne permet pas d'expliquer d'une manière satisfaisante cette fonction.

Tout au plus, sait-on, que le bol alimentaire est en mouvement dans le liber, vraisemblablement à l'intérieur des tubes criblés.

La structure et surtout le développement des cellules conductrices sont mal connus. On n'a aucune idée sur leur métabolisme et leur perméabilité. On ne sait pas à quel moment de leur vie elles deviennent puis cessent d'assurer le mouvement de la sève.

Quelques travaux seulement permettent de se rendre compte de la nature et de la quantité de matière transloquée.

Le sens et la vitesse de ce mouvement se résument à des idées fort générales.

Aucune donnée concernant les échanges de substances entre le liber et les tissus environnants.

Comment, sur de telles bases, édifier une théorie générale relative à la translocation.

Les auteurs pourtant n'ont point hésité à en forger de nombreuses qui peuvent être divisées en deux grands groupes :

1) celles qui considèrent le tube criblé, lorsqu'il fonctionne pour assurer le mouvement, comme un tube inerte.

2) celles qui font intervenir les activités du tube criblé vivant.

Tous les auteurs sont cependant d'accord, qu'ils se rallient à l'une ou l'autre théorie, sur le point suivant :

Le phénomène de diffusion est vraiment trop lent pour expliquer à lui seul les modalités du transport surtout en ce qui concerne la translocation des glucides des feuilles vers les fruits ou les organes de réserve.

C'est le seul point commun aux théories des deux groupes.

**Premier groupe :**

VAN DEN HONERT, Th. (1932) (*91*) élabore une théorie basée uniquement sur les phénomènes d'adsorption.

On sait qu'une interface entre eau et air ou entre deux liquides non miscibles constitue, pour une substance active étendue le long de cette interface, un canal de transport rapide.

Dans le tube criblé, l'interface protoplasme-vacuole peut être, selon VAN DEN HONERT, Th., considéré comme le véritable canal de transport à l'intérieur du tube criblé.

Cette théorie ne peut être retenue intégralement car :

1) l'auteur présuppose dans le liber une continuité d'une cellule à l'autre non seulement du protoplasme mais aussi des vacuoles ce qui n'est nullement prouvé ;

2) une nette distinction entre vacuole et protoplasme n'est pas établie d'une façon continue dans les cellules adultes (voir paragr. 2).

La théorie de VAN DEN HONERT, Th. n'est qu'une mise au point de celle de MANGHAM, S. (1917) (*92*) également basée sur les phénomènes d'adsorption.

MUNCH, E. (1930) (*93*) a émis une théorie de la translocation reposant sur la notion d'osmose.

Soit deux cellules osmotiques A et B à parois semi perméables reliées entre elles par un tube capillaire.

Les cellules A et B sont plongées dans l'eau mais la cellule A contient une solution concentrée tandis que la cellule B ne renferme que le solvant (fig. *5*). L'eau du récipient W va pénétrer dans A et la solution partiellement diluée va passer de A en B par l'intermédiaire du tube T sous l'effet de la pression osmotique.

Puisque le contenu de la cellule B est peu concentré, l'eau de B va pouvoir sortir facilement pour suppléer au manque éventuel d'eau dans W.

Le résultat immédiat est un courant depuis B jusque A de l'eau par l'intermédiaire du milieu P et un courant de solution depuis A jusque B par l'intermédiaire du tube T.

Pour que le mouvement puisse avoir une certaine durée, il faut que la concentration en A soit toujours supérieure à celle en B. C'est-à-dire, que l'on doit remettre de la nouvelle solution en A et éliminer celle de B et la remplacer par de l'eau.

MUNCH, E. applique aux plantes ce principe de mouvement unilatéral dû à des différences de pression osmotique.

Les cellules chlorophylliennes édifiant les sucres aux dépens de $CO_2$ et d'$H_2O$, substances qui passent très facilement aux travers des parois, seraient représentées par la cellule A.

La pression en A est rapidement considérable parce que les sucres ne diffusent pas rapidement.

Les plasmodesmes qui unissent entre elles les cellules sont représentées par le tube T. Dans le cas de cellules non contigues, T représente le liber

qui, grâce à ses tubes criblés, permet un transport plus facile sur une plus grande distance.

La cellule B représente toutes les cellules réceptrices qui, par un moyen ou l'autre, abaissent la pression osmotique en diminuant le nombre de particules.

Cette chute de pression osmotique en B peut se réaliser par utilisation des substances transloquées dans la respiration, le dépôt dans les membranes, conversion en matière insoluble à grosse molécule, etc...

MUNCH, E. donne dans les figures 6, 7 et 8 que nous reproduisons, trois représentations schématiques de sa théorie.

Le système de MUNCH, E. basé sur des considérations théoriques exactes rend compte de la pression qui existe à l'intérieur du phloème.

Néanmoins la pression calculée selon la théorie de cet auteur s'avère quand même insuffisante pour expliquer à elle seule le transport sur de grandes distances.

Mais les deux plus graves reproches que l'on puisse faire à MUNCH, E. sont les suivants :

1) Il ne tient pas compte de la structure spéciale du phloème qui ne peut être comparé à un conduit tel que le tube T.

2) Les cellules végétales n'ont point de parois semi perméables.

CRAFTS, A.-S. (1939) (*8*) considère le bol alimentaire comme une masse en solution, un « flux sous pression » coulant à l'intérieur des tubes criblés. Le mouvement dépend indirectement de l'action photosynthétique mais nullement de l'action du protoplasme des cellules criblées.

L'auteur donne comme preuves à l'appui de son hypothèse du « flot sous pression » :

— l'étude des exsudats qui indique à la fois un gradient de pression maintenu dans le phloème et une vitesse suffisante;

— le tube criblé bien développé est dans un état d'activité réduite;

— le protoplasme est éminemment perméable.

En fait, les deux derniers points ne sont pas admis par tous les cytologistes. L'étude des exsudats est insuffisamment poussée pour que cet argument ait tout son poids.

CRAFTS, A.-S. ne donne pas la raison profonde de la pression du courant en circulation. Il l'a constatée par ses études sur les exsudats et ses connaissances personnelles du liber ne s'opposent pas à un tel « flot sous pression » dans le tissu conducteur.

La théorie du « flot sous pression » est épaulée par PFEIFFER, M. (1937) (*94*). Cet auteur réalise des mesures de pression osmotique de divers tissus à différents niveaux et constate que les résultats obtenus cadrent avec l'hypothèse de CRAFTS.

Par contre, COOIL, B. (1941) (*95*) reprend l'étude des exsudats de phloème de Cucurbita à divers moments de la journée sur des plantes à métabolisme différent et conclut que la théorie de CRAFTS, A.-S. est insoutenable.

**Deuxième groupe :**

Dans le second groupe de théories qui invoque l'activité des cellules vivantes, les hypothèses émises par les auteurs sont encore moins précises que celles étudiées précédemment.

Il ne peut en être autrement puisque la biologie du tube criblé est encore fort mal connue.

L'accent est mis par certains auteurs sur le courant protoplasmique qui est rendu responsable du transport.

Pour d'autres, ce courant n'existe pas ou tout au moins est beaucoup trop lent pour être efficient.

Un travail récent de SMALL, J. apporte dans ce domaine une contribution importante (1939) (*96*).

Cet auteur met au point une technique délicate et inédite d'observation du mouvement protoplasmique dans les tubes criblés de *Nitella*, *Valisneria*, *Elodea*, *Cucurbita*. L'examen ne porte pas sur des coupes. Il a lieu sur une portion longitudinale très amincie d'un membre sans que ce dernier soit détaché de la plante. De cette façon le mouvement de translocation est toujours assuré dans l'ensemble de la plante.

SMALL, J. observe la vitesse de déplacement des granules au sein du protoplasme. Celle-ci est de l'ordre de quelques millimètres par minute pour les diverses plantes examinées.

MASON, T.-C. (1937) (*11*) et ses collaborateurs ont émis la théorie de la « diffusion activée ». Celle-ci est encore fort imprécise :

« Le mécanisme activant la diffusion dans le tube criblé consiste, en » une organisation spéciale du cytoplasme maintenue par l'énergie métabo- » lique. Cette organisation est telle que la résistance aux mouvements des » substances solubles est si réduite que le matériel diffuse dans les tubes » criblés avec des vitesses comparables à la diffusion des gaz. »

Qu'il nous suffise de faire remarquer que la diffusion activée est un phénomène physique connu, mais l'organisation spéciale du cytoplasme qui rendrait possible un tel phénomène, est encore à l'heure actuelle totalement inconnue.

En réalité, la théorie de MASON et de ses collaborateurs (diffusion activée), la théorie de CRAFTS (flot sous pression), la théorie de MUNCH (osmose), la théorie de VAN DEN HONERT (adsorption), ne sont pas entièrement satisfaisantes. Il est difficile de prendre position pour une plutôt que pour l'autre, toutes comportant une part de vérité.

Aussi longtemps que le botaniste n'aura pas des données précises sur la cellule criblée, il sera impossible d'expliquer le transport des substances élaborées dans le liber.

La parole est aux cytologistes.

On attend d'eux des connaissances approfondies sur la structure et l'évolution du liber.

Aux physiologistes on leur demandera d'abandonner les techniques périmées d'annellation et d'analyse d'organe — elles ont donné tout ce qu'on pouvait en espérer — et de mettre au point les analyses de tissus voire de

cellules libériennes, de pousser l'étude des exsudats, de se préoccuper du métabolisme, etc...

Bref, faire en sorte que l'état de nos connaissances sur cette fonction s'améliore rapidement et atteigne un niveau qui correspond à son importance.

Aucune plante supérieure, en effet, ne peut se développer ou même continuer à vivre en l'absence de tissus conducteurs fonctionnels.

Les Thallophytes n'ont pas d'appareil circulatoire, celui-ci s'ébauche dans les Bryophytes pour devenir évident dans les Ptéridophytes et surtout les Spermaphytes.

Dans ces deux derniers embranchements, la différenciation est telle que certaines substances absorbées ou élaborées dans des tissus bien déterminés doivent être réparties rapidement dans toutes les parties de la plante.

Ce transport, nous le savons, s'effectue dans des cellules spécialisées grâce à des mécanismes qui sont encore à peu près totalement inconnus.

L'intérêt pratique des études sur la translocation ne le cède en rien à l'intérêt théorique.

Un exemple entre beaucoup d'autres :

L'homme utilise comme matière première des industries alimentaires des sucres, des graisses et des protéines qui s'accumulent dans des organes spécialisés.

Il serait souhaitable d'avoir des données précises sur les modalités du transport de ces substances depuis la région d'édification jusqu'à celle de mises en réserve.

Ce sont ces considérations qui nous ont incité à entreprendre l'étude de la translocation des sucres dans la Betterave et de rechercher l'origine exacte du saccharose qui s'accumule dans la racine.

Nous allons maintenant faire le point de nos connaissances sur ces sujets.

## CHAPITRE II.

## LA TRANSLOCATION DES GLUCIDES ET L'ORIGINE DU SACCHAROSE DANS LA BETTERAVE SUCRIERE

### § 1. — LE PROBLEME DE LA SACCHAROGENIE.

Depuis que MARGRAFF et ACHARD ont attiré l'attention du monde industriel sur la richesse saccharine de la Betterave, c'est-à-dire depuis près de deux cents ans, on se pose la question de savoir d'où provient le saccharose que l'on rencontre en abondance dans la racine de cette plante.

De nombreux chercheurs ont abordé ce sujet.

Une première hypothèse est émise en 1878 par DE VRIES, H. (*99*). A cette époque, la fonction si importante de la photosynthèse est déjà suffisamment connue. On sait que toute matière glucidique est à l'origine synthé-

tisée dans les feuilles vertes à partir de gaz carbonique et d'eau grâce à l'énergie solaire suivant la réaction générale :

$$6\ (CO_2,\ H_2O) \xrightarrow[\text{cellule vivante}]{\text{lumière, Chlorophylle}} C_6H_{12}O_6 + 6\ O_2$$

On est pas encore, aujourd'hui, fixé sur la nature exacte du premier glucide formé. Pour DE VRIES, c'est de l'amidon.

Voici en quels termes s'énonce son hypothèse :

« L'assimilation chlorophyllienne donne lieu à de l'amidon dans les » feuilles, cet amidon se transforme en glucose dans la feuille elle-même, le » glucose s'écoule vers la racine; dans la racine il se polymérise à l'état de » saccharose. »

Cette théorie de l'origine du saccharose dans la racine de Betterave ne repose sur aucune donnée précise car :

1) Elle ne tient pas compte de la composition glucidique réelle des feuilles qui, outre de l'amidon, comme le montrera GIRARD quelques années plus tard, renferment du saccharose, du glucose, du lévulose.

2) DE VRIES, H. ne prouve pas que le sucre se transporte sous forme de glucose.

3) Tous les efforts tentés dans le but de mettre directement en évidence la condensation du réducteur à l'état de saccharose au contact des tissus de la racine sont restés stériles.

En 1884 paraît le mémoire de A. GIRARD (*100*).

L'auteur démontre que les limbes renferment du glucose, du lévulose et du saccharose. Le saccharose prend naissance dans les feuilles exposées à la lumière. Celui-ci est ensuite délivré à la souche à l'exclusion des sucres réducteurs et d'amidon.

En d'autres termes, selon la théorie de AIME GIRARD, le saccharose synthétisé dans les limbes des feuilles de Betterave émigre tel quel vers la racine où il s'accumule.

Deux arguments principaux sont invoqués à l'appui de cette thèse : absence de réducteur dans la racine et disparition durant la nuit d'un pourcentage élevé de saccharose alors que la teneur en réducteurs reste sensiblement constante.

La critique des bases de cette théorie est aujourd'hui facile.

Chacun sait, en effet, que la racine de Betterave sucrière renferme toujours une petite quantité de réducteurs de l'ordre de 0.1 % du poids frais.

Quant à la disparition du saccharose à l'obscurité, cela ne signifie pas nécessairement que ce glucide émigre comme tel vers la racine.

La feuille contient de l'invertase. Le produit d'hydrolyse du saccharose peut être utilisé pour les besoins physiologiques de cet organe.

Les expériences que GIRARD a réalisées en vue de démontrer le trans-

port du saccharose ne sont pas probantes. Divers auteurs, dont H. COLIN les ont critiquées. Nous partageons entièrement leur manière de voir.

Au début de ce siècle, des contributions importantes sont apportées au problème.

STEPHANI, W. (1911) (*101*), ROBERTSON, R.-A., IRVINE, J.-C., DOBSON, M.-E. (1909) (*102*), RUHLAND, W. (1911) (*103*) se préoccupent de la teneur en invertase.

Celle-ci, présente dans les limbes et les pétioles, est absente dans la racine.

Le lévulose est dosé dans les feuilles par LINDET, M. (1900) (*104*). Il s'y trouve généralement en excès par rapport au glucose.

Grâce surtout à des réactions histochimiques, STRAKOSCH, S. (1907) (*105*) et PEKLO, J. (1908) (*106*) tentent de localiser les divers glucides dans les tissus.

Se basant sur ces réactions, ces auteurs estiment que le transport des glucides s'effectue sous forme de saccharose.

Faisons toutefois remarquer qu'une théorie de la saccharogénie basée uniquement sur des réactions qualitatives réalisées au sein même des cellules est bien fragile.

Les réactions d'identification de ce glucide dans les cellules en présence de sucres réducteurs ne sont pas probantes car elles nécessitent une hydrolyse préalable du saccharose.

En résumé, les deux hypothèses en présence concernant l'origine du saccharose dans la racine de la Betterave, à savoir :

— polymérisation du réducteur par la racine;

— transport du saccharose tel quel des limbes vers la racine ne reposaient, à cette époque, ni l'une ni l'autre sur des données expérimentales et analytiques suffisantes.

Pour sortir de cette impasse, un travail d'ensemble s'avérait nécessaire.

C'est à l'Abbé COLIN que devait revenir le mérite d'avoir, par une technique originale et au prix d'un travail de plusieurs années, dégagé les données principales du problème.

## § 2. — LA THEORIE CLASSIQUE DE H. COLIN.

COLIN, dans son important mémoire sur « l'Origine et la disparition du saccharose dans la Betterave » (1916) (*107*), traite le sujet d'une manière tout à fait personnelle.

Il analyse séparément le limbe, les portions supérieures et inférieures du pétiole, le collet, la racine non seulement au point de vue de la teneur en sucres réducteurs et en saccharose, mais également au point de vue du contenu en invertase.

Le diagramme, réalisé par nous avec les données de COLIN, résume ses multiples analyses exécutées sur les Betteraves durant leur période végétative (fig. **9**).

Le saccharose est peu abondant dans la feuille si on compare sa teneur à celle des réducteurs. C'est l'inverse dans le collet et la racine.

On remarque le brusque changement de la teneur en réducteur et en saccharose entre la partie inférieure du pétiole et la tige.

L'invertase est présente dans les limbes et pétioles mais sa teneur diminue à mesure qu'on approche du collet. Dans la racine de Betterave saine, la teneur en invertase est pratiquement nulle.

« A la lumière de ces résultats, dit COLIN, dans ses conclusions, il » est possible de se faire une idée de la façon dont les hydrates de carbone » émigrent du limbe vers la racine.

« Les sucres sont transloqués sous forme de réducteurs et la condensation en saccharose a lieu au point d'insertion du pétiole sur le collet.

« Toutefois, poursuit-il, la théorie de la polymérisation du réducteur » par la racine ne repose pas sur des preuves irréfutables et se heurte elle » aussi à de sérieuses difficultés.

« La principale est la brusque transformation que l'on observe dans la » composition du mélange des sucres dès les premières assises du collet, ce » qui oblige à admettre qu'un petit nombre seulement de cellules du collet » concourent à la condensation du réducteur.

« On est sans aucun renseignement sur la façon dont le réducteur pourrait se transformer dans la racine; cette condensation ne saurait être » rapportée à l'action d'une sucrase synthétisante, l'invertine faisant défaut » dans les racines du moins dans des conditions normales. »

A la lecture du travail de COLIN on est saisi de la simplicité, de la netteté et de la prudence de chaque mot du texte. On sent que l'auteur n'a pas voulu, en vrai savant, faire œuvre dogmatique en s'appuyant sur des bases qu'il qualifie de « pas absolument irréfutables ».

Les conclusions de ses multiples analyses sont logiques. Le saccharose se synthétise à l'endroit où le réducteur disparaît et où le sucre cristallisable apparaît en quantité considérable.

Les doutes émis par l'auteur proviennent du fait qu'à l'endroit où s'effectue la synthèse, on n'a jamais pu expérimentalement — en fournissant par exemple des réducteurs à des fragments de collet — constater une polyménisation.

D'autre part, puisque la synthèse du saccharose semble avoir lieu dans la tige, il faut nécessairement que les réducteurs de la feuille émigrent vers cette partie de la plante.

Le fait de doser une quantité appréciable de réducteurs dans le pétiole ne suffit pas pour conclure à leur transport. Pour affirmer que ces sucres sont en mouvement, il faut arrêter la translocation et vérifier l'accumulation.

La seule expérience que COLIN ait tentée dans ce domaine a été réalisée sur des feuilles détachées.

L'auteur compare la teneur en sucre des feuilles séparées de la tige par rapport aux feuilles en place. Le tableau V résume ses résultats.

TABLEAU V.
(Extrait de COLIN, 1917, 107.)

| Feuilles en place (témoin) | | | | Feuilles détachées | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Suc. tot. | Réduct. | Sacch. | Réduct. / Sacch. | Suc. tot. | Réduct. | Sacch. | Réduct. / Sacch. |
| 0,75 | 0,48 | 0,27 | 1,77 | 0,83 | 0,43 | 0,40 | 1,07 |
| 0,64 | 0,40 | 0,24 | 1,66 | 0,58 | 0,31 | 0,27 | 1,14 |
| 0,64 | 0,36 | 0,28 | 1,28 | 0,80 | 0,40 | 0,40 | 1,00 |
| 0,58 | 0,41 | 0,17 | 2,41 | 0,65 | 0,32 | 0,33 | 0,96 |

Que dit COLIN de cette expérience ?

« En expérimentant d'une façon rigoureuse, j'ai constaté moi-même » que le sucre total est en général plus abondant chez les feuilles en place » que dans les feuilles séparées de la racine et qu'en tous cas dans ces » dernières, le rapport du réducteur au saccharose est toujours sensiblement » inférieur.

« Est-ce dire que dans les feuilles en relation avec la racine le saccha- » rose élaboré émigre plus rapidement que le réducteur ?

« Mais alors pourquoi ne retrouve-t-on dans les pétioles qu'une très » faible proportion de saccharose.

« Il est difficile actuellement, conclut COLIN, de donner à ces faits » une interprétation suffisante. »

Aux critiques que COLIN a faites en personne de sa théorie, il y a lieu d'ajouter quelques considérations.

Tout d'abord, la différence de teneur et de composition glucidique entre la tige et le pétiole n'a rien d'anormal.

Il ne faut pas oublier qu'au point de vue biologique ce sont deux membres et même deux organes différents. La tige n'est pas seulement comme le pétiole un organe de conduction des sucres vers la racine, c'est également un organe d'accumulation. La structure anatomique le prouve. Quant à sa teneur en sucre, nous démontrerons qu'à cet égard, elle doit être placée sur le même pied que la racine.

En conséquence, observer que la tige renferme une forte teneur en saccharose ne signifie pas nécessairement que cet organe synthétise ce sucre. Il peut, comme dans la racine, simplement s'y accumuler, surtout qu'on n'a pas prouvé que le réducteur du pétiole migre dans la tige.

« Par ailleurs, examinant les Betteraves de deuxième année, COLIN, » montre qu'à aucun moment le saccharose ne s'hydrolyse en masse à l'inté- » rieur de la souche, mais la quantité de réducteur demeure sensiblement » constante tant que les tissus se conservent intacts. Le saccharose, quand » il émigre, quitte la racine à l'état de saccharose et s'invertit de proche » en proche au contact des cellules de la tige, du pétiole et des limbes. »

Force nous est de constater que, d'après les observations de COLIN, le mécanisme de transfert des glucides dans le sens basal-apical est diamé-

tralement opposé à celui qui règle la translocation dans le sens apical-basal. Dans le premier cas, le sucre émigre à l'état de saccharose et, dans le second cas, le transport s'effectue sous forme de réducteurs.

En résumé, COLIN, dans son mémoire, apparaît comme un pionnier vis-à-vis du problème de l'origine du saccharose dans la racine de betterave. Il ne craint pas de souligner les faiblesses de la théorie de la polymérisation qu'il défend. Au contraire, il les signale et demande de nouvelles recherches.

## § 3. — LES TRAVAUX RECENTS.

Depuis COLIN, un certain nombre de chercheurs ont tâté le sujet, mais les contributions originales sont rares.

Citons TOTTINGHAM, W.-E. et ses collaborateurs (1926) (*108*); WATSON, D.-J. et BAPTISTE, C.-D. (1938) (*109*); WATSON, D.-J. et SELMAN, I.-W. (1938) (*110*).

Ces travaux se résument à des analyses d'organes et sont plutôt d'ordre agronomique que physiologique.

Seul LEONARD, A.-D. (1939) (*111*) a réellement étudié la migration des sucres vers la tige.

1) Il analyse comparativement les limbes et les pétioles à différents moments de la journée;

2) il compare des feuilles détachées de la plante, placées à l'obscurité ou à la lumière, avec des feuilles en place.

Les fluctuations de la teneur en glucose, lévulose et saccharose vont de pair dans les limbes et dans les diverses parties du pétiole.

Est-ce à dire que les trois glucides sont transloqués ?

LEONARD fait judicieusement remarquer qu'il y a dans les pétioles une large portion de glucides que l'on peut qualifier de statique. La discrimination entre glucide emmagasiné et glucide en mouvement est malaisée. Car, il n'y aurait pas seulement un mouvement apical-basal dans le pétiole mais des mouvements latéraux entre les tissus conducteurs et le parenchyme environnant.

Cette nouvelle théorie n'est pas démontrée expérimentalement.

Quant aux expériences sur les feuilles détachées, elles prouvent que le mouvement, à l'obscurité, du saccharose, glucose et lévulose des limbes vers le pétiole est peu important.

A la lumière, la translocation est plus active. Néanmoins, il n'y a pas accumulation des glucides à la base du pétiole mais plutôt un engorgement de l'organe en entier. Il n'est guère possible de distinguer une différence dans l'intensité d'accumulation d'un sucre plutôt que l'autre (fig. **10**).

Les auteurs soviétiques ont beaucoup travaillé au cours de ces dernières années la question de la saccharogénie.

Malheureusement, nous n'avons pu, le plus souvent, nous procurer les articles originaux. Ceux-ci nous sont connus grâce surtout à l'importante monographie consacrée à la Betterave sucrière et publiée en 1940 par l'Insti-

tut de Recherches Scientifiques de l'Industrie Sucrière Soviétique de l'Ukraine (*112*) (*).

Dans le chapitre consacré à la translocation et à la synthèse du saccharose, nous avons relevé de nombreux points très intéressants mais malheureusement souvent contradictoires.

C'est ainsi que certains travaux semblent épauler la théorie de la polymérisation. KOVALENKO, par exemple, localise la synthèse du saccharose dans des régions bien définies du sommet de la tige tandis que d'autres, comme VOTCHAL et POTCHYNOK, confirment la théorie du transport et de l'emmagasinage pur et simple du saccharose.

Que conclure de cette brève étude des travaux des auteurs ?

Nous nous trouvons en présence d'un nombre important de données fragmentaires tendant à expliquer l'origine du saccharose dans la racine de Betterave mais, dans son ensemble, le problème reste entier.

Nous allons le reprendre au point où l'a laissé COLIN, voici près de trente ans, en le plaçant dans le cadre des recherches sur la translocation.

## CHAPITRE III.

## PLAN DE LA RECHERCHE. — MATERIEL ET METHODES.

### § 1. — PLAN DE LA RECHERCHE.

L'étude des travaux des auteurs nous a mis en présence de deux théories concernant le transport des glucides des limbes vers la racine de Betterave.

1°) Transport du saccharose tel quel à l'exclusion des sucres réducteurs.

2°) Transport des sucres réducteurs et polymérisation en saccharose de ceux-ci à l'entrée de la tige.

Une troisième théorie groupant les deux hypothèses ci-dessus est également possible : le saccharose de la racine proviendrait à la fois du saccharose transloqué à partir des feuilles et de réducteurs polymérisés dans la racine.

Le but de ce travail est de rechercher quelle est l'origine exacte du saccharose mis en réserve.

Pour entamer le problème avec quelque chance de succès, il est nécessaire d'avoir des données suffisantes sur la teneur en glucides des divers membres, parties de membres voire même tissus de la Betterave.

La racine est à ce point de vue bien connue mais il n'en est pas de même de la tige et des feuilles.

Après avoir réuni ces documents, on pourra alors aborder l'étude des phénomènes qui se déroulent lors de la translocation des sucres depuis les limbes jusqu'à la tige et racine.

La plupart des auteurs qui ont étudié l'origine de la forte teneur en

(*) La traduction et le résumé de cet ouvrage a été effectué par le laboratoire de Photosynthèse de la Raffinerie Tirlemontoise (Tirlemont) ; traducteur : Dr Ing. O. LAZAR.

saccharose de la racine de Betterave, ont traité le plus souvent simultanément trois fonctions bien distinctes :

1) origine des sucres (photosynthèse),

2) transport des sucres,

3) accumulation des sucres.

Quant à nous, nous nous limiterons à l'étude du transport et des phénomènes qui accompagnent celui-ci. Nous laisserons de côté ce qui a trait à l'accumulation et nous n'aborderons qu'incidemment la question de l'origine des glucides.

En fait, le plan de notre recherche s'établit comme suit :

Première partie : Répartition des glucides dans la Betterave.

Deuxième partie : Translocation des glucides dans la Betterave.

## § 2. — MATERIEL ET METHODES.

1. — **Matériel.** Le matériel utilisé est la Betterave sucrière variété Hilleshög à petit bouquet foliaire.

Nous avons préféré cette variété à d'autres parce que :

1°) elle nous est familière : nous l'avons employée dans diverses recherches (1939) (*113*), (1941) (*114*).

2°) Hilleshög est souvent choisie par les auteurs qui étudient la biologie de la Betterave sucrière. Les travaux, par exemple, du laboratoire de Photosynthèse de Tirlemont sont toujours réalisés sur cette variété. BOUILLENNE, R., de ROUBAIX, J., LAZAR, O. (1944) (*115*) ; O. LAZAR (1945) (*116*).

La culture a été réalisée au Jardin Botanique de l'Université de Liége durant les années 1942, 43, 44 et 45 (*).

2. — **Choix de l'échantillon.**

Dans un même champ, les différents individus d'une même variété de Betterave manifestent toujours des différences notables de taille et d'aspect.

Le choix de l'échantillon aux fins d'expérience est malaisé.

Il importe avant tout de s'adresser à des individus morphologiquement semblables et d'âge physiologique identique.

Sur ce dernier point, un récent mémoire de R. BOUILLENNE, P. KRONACKER et J. de ROUBAIX nous fournit de précieuses données (1940) (*117*).

En se basant sur la morphologie, l'anatomie et le contenu chimique

(*) Chaque année, les glomérules nous ont été aimablement fournis par M. DECOUX, Directeur de l'Institut belge pour l'Amélioration de la Betterave.

(eau, cendres, sucres, matières azotées), il est possible de distinguer dans le cycle végétatif de la Betterave un certain nombre d'étapes appelées :

1) différenciation primaire,

2) différenciation secondaire,

3) décortication,

4) tubérisation,

5) maturation.

Celles-ci sont résumées dans la fig. **11** tirée du travail de ces auteurs.

En ce qui concerne le bouquet foliaire, les mêmes auteurs sont parvenus à reconnaître, sur une même Betterave, trois catégories de feuilles formées à trois moments différents de la vie végétative de la plante.

Ce sont les feuilles des catégories A, B, C. (fig. **12**).

Le pouvoir photosynthétique de ces divers bouquets foliaires est différent. J. de ROUBAIX (1941) (*118*).

Il est presque superflu d'ajouter que nous avons tenu compte, lors de nos prélèvements d'échantillon, de ces particularités.

### 3. — **Nature des glucides analysés.**

Les dosages ont porté sur les trois glucides qui, présents dans les limbes et pétioles, sont susceptibles d'être transloqués comme tels vers la racine à savoir : le glucose — le lévulose — le saccharose.

Ces trois sucres se rencontrent communément dans les feuilles où ils voisinent avec l'amidon et les dextrines.

Ces deux derniers glucides, fortement polymérisés, ont été délibérément ignorés lors de nos analyses. En voici les raisons :

1°) Il n'est pas possible à un seul chercheur de mener de front une étude qui comporterait l'analyse simultanée des cinq glucides des feuilles.

2°) Les sucres à poids moléculaire élevé sont hydrolysés avant leur transport. LEONARD a nettement démontré cette hypothèse pour les dextrines (1939) (*111*). Quant à l'amidon, il se transporte selon les auteurs sous forme dégradée.

3°) L'analyse révèle que les racines de Betterave saines ne renferment pratiquement pas de dextrine ni d'amidon. WOHRYZEK (1931) (*119*).

### 4. — **Extraction et dosage des glucides.**

Le matériel végétal fraîchement prélevé est découpé finement. On pèse 1 à 10 gr. d'échantillon que l'on fixe aussitôt par un séjour de 3 à 5 minutes dans de l'eau bouillante additionnée d'un peu de $CaCO_3$ pulvérulent. Les tissus sont broyés avec du sable pur dans un mortier et on opère trois extractions successives à l'eau maintenue à l'ébullition.

La défécation de l'extrait refroidi est réalisée à l'aide d'acétate de Pb neutre en solution saturée et le filtrat est débarrassé de l'excès de Pb au moyen de la quantité nécessaire de $Na_2CO_3$ pur et sec.

Cette technique de fixation et d'extraction a été mise au point en 1933 par M. et R. BOUILLENNE (*120*) (*121*) et pratiquée depuis lors avec entière satisfaction dans les laboratoires de physiologie végétale de l'Université de Liége.

Nous n'avons pu envisager de travailler avec de l'alcool. Cette méthode préconisée par COLIN (1917) (*107*) est trop longue pour être appliquée dans un travail aussi étendu que celui que nous avons réalisé dans le délai de 4 à 5 mois par an, imposé par la végétation.

L'hydrolyse du saccharose est obtenue par l'action de l'invertase en milieu acide à la température de 40°.

La détermination du pouvoir réducteur avant et après hydrolyse est effectuée par la méthode de BERTRAND légèrement modifiée par MUNSON et WALKER (1909) (*123*). La solution sucrée additionnée de liqueur de Fehling est amenée à l'ébullition en 4 minutes et maintenue dans ces conditions pendant deux minutes grâce à une résistance électrique spécialement calculée à cet effet.

La filtration a lieu sur filtre de Gooch et l'oxyde cuivreux ($Cu_2O$) recueilli est mis en contact avec une solution d'alun ferrique (*) et d'acide sulfurique. La réaction suivante a lieu :

$$5\ Cu_2O + 5\ Fe_2(SO_4)_3 + 5\ H_2SO_4 = 10\ CuSO_4 + 10\ FeSO_4 + 5\ H_2O$$

Le sulfate ferreux formé est oxydé lors de la titration au permanganate en solution acide 0,05N suivant l'équation :

$$10\ FeSO_4 + 2\ KMnO_4 + 8\ H_2SO_4 =$$
$$5\ Fe_2(SO_4)_3 + 2\ MnSO_4 + K_2SO_4 + 8\ H_2O$$

Les tables de Munson et Walker donnent l'équivalence entre la quantité de $Cu_2O$ et la quantité de sucre réducteur ou de sucre interverti (**).

Le lévulose est dosé par la méthode de Nyn modifiée par Jackson et Mathews (1932) (*124*).

La solution de Fehling est remplacée par la solution d'Ost ($K_2CO_3$ + $KHCO_3$ + $CuSO_4$).

L'extrait aqueux est additionné de solution d'Ost et placé dans un bain-marie thermostatique maintenu rigoureusement à une température de 55° ± 0°.1 durant une heure et quart.

Dans ces conditions, en présence de glucose, seul le lévulose est attaqué. La filtration et la titration s'effectuent de la même manière que pour le Bertrand. L'équivalence entre le $Cu_2O$ et le lévulose se lit dans des tables spéciales.

Grâce à ces deux méthodes, il nous a été possible de doser de 10 à 200 mgr. de sucre dans un mélange composé à la fois de glucose, lévulose et saccharose avec une approximation suffisante ainsi qu'on peut s'en rendre compte à la lecture du tableau VI relatant une des nombreuses vérifications de nos méthodes.

---

(*) L'alun ferrique $Fe_2(SO_4)_3.(NH_4)_2SO_4.24\ H_2O$ est préférable à $Fe_2(SO_4)_3$ à cause de sa plus grande solubilité.

(**) Nous dosons les sucres totaux, les sucres réducteurs et le lévulose. Le saccharose est calculé à l'aide de la formule simple (sucres totaux-sucres réducteurs) × 0.95 = saccharose. Le glucose est obtenu en soustrayant le lévulose des réducteurs.

TABLEAU VI.

**Vérification des analyses.**

| Méthodes employées | Quantités de glucides sec purissime en mgrs | Quantité de glucides retrouvé par l'analyse en mgrs |
|---|---|---|
| | Mélange à analyser { 40,0 mgrs lévul. 59,8 mgrs gluc. 98,0 mgrs sacch. | |
| Méthode de Bertrand | 40 + 59,8 = 99,8 mgrs réducteurs à retrouver | 98,9 mgrs |
| Méthode d'Ost | 40 mgrs de lévulose à retrouver | 39,6 mgrs |
| Méthode de Bertrand après hydrolise. | 40+59,8+(98×1,05) = 201,7 mgrs de sucre totaux à retrouver. | 200,0 mgrs |
| Méthode d'Ost après hydrolyse | 40+51,4 = 91,4 après de lévulose à retrouver. | 91,0 mgrs |

## CHAPITRE IV.

## REPARTITION DES GLUCIDES DANS LA BETTERAVE.

Dans cette première partie de notre recherche, nous nous sommes assignés pour but de recueillir le plus de données possible sur la répartition des glucides dans la Betterave.

Nos investigations ont porté tout d'abord sur la teneur en sucre des différents membres. Nous avons ensuite fragmenté ceux-ci **en nous basant sur leur aspect morphologique et non au hasard comme la plupart des auteurs.**

Pour finir, nous avons poussé l'exactitude jusqu'à l'analyse des tissus proprement dits. A cette fin, nous avons mis au point une méthode originale d'un emploi relativement aisé.

Nous nous sommes adressés aussi bien aux Betteraves adultes qu'aux plantules et nous avons même, en vue d'élargir le cadre de nos recherches. analysé des Betteraves fourragères variété ZEKENDORFF.

En conséquence, nous avons subdivisé la première partie de notre étude comme suit :

A) Contenu glucidique des divers membres de la Betterave.

B) Contenu glucidique des divers tissus.

C) Résumé et conclusions.

En appendice la teneur en glucides des Betteraves fourragères.

### A. — CONTENU GLUCIDIQUE DES DIVERS MEMBRES DE LA BETTERAVE.

Il peut sembler superflu d'analyser le contenu glucidique des membres de la Betterave. On possède, en effet, à ce sujet des documents nombreux.

Néanmoins, nous avons jugé bon de consacrer un nombre important d'analyses à cette fin. Cette manière de procéder demande quelques éclaircissements.

1) Tout d'abord il est logique d'envisager le contenu global d'un organe avant de le disséquer pour analyser les diverses parties. Nous considérons cette étude comme une introduction à l'étude des tissus.

2) Nous nous sommes basés sur la morphologie des organes considérés pour établir leur fragmentation alors que les auteurs ont divisé ceux-ci sans en tenir compte.

3) Les analyses des auteurs ont porté sur le saccharose et les réducteurs (Ex. COLIN) mais ces derniers ont rarement été subdivisés en glucose et lévulose.

---

Le plan de cette partie de notre recherche s'établit comme suit :

1) glucides des plantes adultes,

2) » des plantes jeunes,

3) » des limbes,

4) » des pétioles,

5) Résumé et conclusions.

Dans les § 3 et § 4 nous aborderons le pouvoir photosynthétique.

## § 1. — PLANTES ADULTES.

Une première fragmentation des Betteraves adultes a été réalisée en divisant celles-ci en limbes, pétioles, tiges et racines.

La majorité des auteurs semblent avoir ignoré la tige dans leurs analyses.

Pour distinguer celle-ci, il faut sectionner les pétioles un à un juste à l'endroit de l'insertion. On obtient ainsi un cône que l'on détache du reste du pivot en coupant transversalement celui-ci immédiatement en-dessous des cicatrices des premières feuilles.

Ce qui reste du pivot peut être considéré comme représentant la racine. La zone intermédiaire, l'hypocotyle, est très peu développée en hauteur et difficile à déterminer en ne considérant que l'aspect morphologique de la Betterave (fig. **13**).

Les résultats de nos analyses exprimés en % de matière fraîche, sont consignés dans le tableau VII et repris dans le diagramme de la figure **14**.

Ils se rapportent à des Betteraves adultes prélevées en août-septembre entre 8 et 10 heures du matin.

De cette première série de dosages, nous retiendrons les points suivants :

1°) **La tige et la racine ne renferment que peu de glucose, pas de lévulose et beaucoup de saccharose.**

La teneur glucidique de la tige (de même que sa structure anatomique), nous permet de considérer ce membre non seulement comme un organe de conduction des produits élaborés dans les feuilles vers la racine, mais aussi

TABLEAU VII.

**Répartition des glucides dans les différents membres des Betteraves sucrières adultes (var. Hilleshög.)**

| N° d'ordre de l'échant. | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 3/8 43 | 3/9 43 | 23/9 42 | 3/8 43 | 3/9 43 | 23/9 42 | 3/ 43 | 3/9 43 | 23/9 42 |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | |
| Racine | 11,94 | 14,45 | 15,22 | 0,10 | 0,09 | 0,09 | 11,28 | 13,68 | 14,37 |
| Tige | 8,83 | 9,12 | 11,59 | 0,28 | 0,20 | 0,25 | 8,12 | 8,47 | 10,77 |
| Pétioles | 2,26 | 4,31 | 4,01 | 2,07 | 3,89 | 3.49 | 0,18 | 0,40 | 0,50 |
| Limbes | 2,62 | 2,31 | 2,12 | 2,37 | 1,93 | 1,70 | 0,24 | 0,36 | 0,40 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | Glucose | | | | | |
| Racine | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,10 | 0,09 | 0,09 | | | |
| Tige | trac. | 0,0 | 0,0 | 0,28 | 0,20 | 0,25 | | | |
| Pétioles | 0,58 | 1,23 | 1,24 | 1,49 | 2,66 | 2,25 | | | |
| Limbes | 1,31 | 1,35 | 1,20 | 1,06 | 0,58 | 0,50 | | | |

et surtout, comme un organe d'accumulation à mettre sur le même pied que la racine elle-même.

Il s'ensuit que le problème de l'origine du saccharose dans la tige est semblable à celui de l'origine du saccharose dans la racine.

Ainsi, dans les recherches que nous entreprenons sur la répartition et le transport des sucres depuis les feuilles jusqu'à la racine, nous pouvons laisser de côté cette dernière et nous arrêter à l'étude des tiges.

2°) Quant aux feuilles, nous démontrerons dans la suite de ce travail que le contenu en sucre est fort variable surtout en ce qui concerne le limbe.

**Les limbes adultes du second bouquet foliaire renferment normalement plus de lévulose que de glucose mais la proportion inverse s'observe dans les pétioles.**

Ces premières données sur la répartition des glucides dans les divers membres de la Betterave adulte sont-elles valables pour des jeunes plantes ?

## § 2. — PLANTES JEUNES.

Nous avons analysé de jeunes Betteraves à différents stades de leur vie

## TABLEAU VIII.

**Répartition des glucides dans les jeunes Betteraves.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 6/5 43 | 12/5 43 | 23/5 43 | 4/6 43 | 7/7 43 | 17/8 42 | 19/8 42 | 6/5 43 | 12/5 43 | 23/5 43 | 4/6 43 | 7/7 43 | 17/8 42 | 19/8 42 |
| Stades du développement | 2 Cotyl. | 2 F. | 6 F. | 12 F. | 16 F. | 24 F. | 30 F. | 2 Cotyl. | 2 F. | 6 F. | 12 F. | 16 F. | 24 F. | 30 F. |
| Nombre de plantules soumises à l'analyse (moyenne sur) | 100 | 100 | 25 | 10 | 6 | 6 | 6 | 100 | 100 | 25 | 10 | 6 | 6 | 6 |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | | | Réducteurs | | | | | | |
| Racine | 0,10 | 0,17 | 1,79 | 3,47 | 8,67 | 8,17 | 8,74 | 0,10 | 0,17 | 0,24 | 0,08 | 0,10 | 0,16 | 0,13 |
| Hypocotyle | 0,12 | 0,23 | 3,06 | | | | | 0,12 | 0,23 | 0,36 | | | | |
| Cotylédon | 0,56 | — | — | — | — | — | — | 0,56 | — | — | — | — | — | — |
| Tige | — | — | — | 1,77 | 5,52 | 7,24 | 6,44 | — | — | — | 0,85 | 0,31 | 0,44 | 0,28 |
| Pétiole | — | 0,39 | 0,79 | 1,34 | 3,36 | 3,73 | 2,79 | — | 0,39 | 0,50 | 1,06 | 2,44 | 3,30 | 2,38 |
| Limbe | — | | 0,71 | 0,86 | 1,42 | 1,03 | 1,28 | — | | 0,53 | 0,67 | 1,00 | 0,76 | 1,05 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | | | Glucose | | | | | | |
| Racine | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,0 | 0,10 | 0,17 | 0,24 | 0,08 | 0,10 | 0,16 | 0,13 |
| Hypocotyle | 0,0 | 0,0 | 0,0 | | | | | 0,12 | 0,23 | 0,36 | | | | |
| Cotylédon | 0,21 | — | — | — | — | — | — | 0,35 | — | — | — | — | — | — |
| Tige | — | 0,13 | — | 0,16 | 0,0 | tr. | 0,0 | — | 0,26 | — | 0,69 | 0,31 | 0,44 | 0,28 |
| Pétiole | — | | tr. | 0,28 | 0,81 | 1,20 | 0,75 | — | | 0,50 | 0,78 | 1,63 | 2,10 | 1,63 |
| Limbe | — | | 0,13 | 0,41 | 0,72 | 0,13 | 0,46 | — | | 0,40 | 0,26 | 0,28 | 0,63 | 0,59 |
| Nature des glucides | Saccharose | | | | | | | | | | | | | |
| Racine | 0,0 | tr. | 1,48 | 3,22 | 8,14 | 7,61 | 8,18 | | | | | | | |
| Hypocotyle | 0,0 | tr. | 2,57 | | | | | | | | | | | |
| Cotylédon | tr. | — | — | — | — | — | — | | | | | | | |
| Tige | — | tr. | — | 0,87 | 4,96 | 6,46 | 5,84 | | | | | | | |
| Pétiole | — | | 0,28 | 0,27 | 0,88 | 0,40 | 0,39 | | | | | | | |
| Limbe | — | | 0,17 | 0,18 | 0,40 | 0,26 | 0,20 | | | | | | | |

tels qu'ils ont été définis par R. BOUILLENNE, P. KRONACHER et J. de ROUBAIX (1940) (*117*), à savoir :

Stade cotylédonaire (différenciation primaire).

Stade de deux feuilles (différenciation secondaire).

Stade de six feuilles (décortication).

Stade de seize feuilles (tubérisation).

Le tableau VIII indique les résultats des analyses et les modalités du prélèvement (voir page 33).

Les points saillants à retenir sont les suivants :

1) **Le saccharose dans la racine ne commence à s'accumuler que dans les plantules ayant atteint le stade de 6 feuilles,** c'est-à-dire au moment où les formations tertiaires de la racine et de l'hypocotyle apparaissent. Nous confirmons les résultats obtenus par R. BOUILLENNE, P. KRONACHER et J. de ROUBAIX (1940) (*117*).

2) **Les racines, hypocotyles, tiges ne renferment pas de lévulose** en quantité dosable par nos techniques. La seule exception aurait lieu pour les Betteraves de 12 feuilles mais à ce stade il est difficile d'isoler la tige sans prélever des portions importantes de pétiole.

3) **Les cotylédons et les jeunes feuilles contiennent normalement plus de glucose que de lévulose.** Elles sont en voie de croissance. Les feuilles adultes ont un pourcentage plus élevé en lévulose qu'en glucose, leur croissance est terminée ou ralentie.

Certains auteurs, comme LEONARD, D.-A. (1939) (*111*) estiment que le lévulose est surtout utilisé dans les processus de croissance.

---

La plupart des auteurs étudiant la répartition des glucides dans la Betterave se sont contentés d'analyser, comme nous venons de le faire, les divers membres de cette plante.

Cette première étape franchie, nous estimons qu'il serait souhaitable de posséder des données plus précises sur le contenu en sucres des limbes, pétioles et tiges.

C'est pourquoi nous avons fragmenté ces membres en vue de l'analyse en nous basant sur leur morphologie.

## § 3. — GLUCIDES DES LIMBES.

### 1. — Contenu glucidique des diverses parties du limbe.

Les limbes du bouquet foliaire A et B ont été divisés suivant le schéma (fig. **15)** en :

1) nervure médiane;

2) nervure primaire;

3) nervure secondaire;

4) limbe dépourvu des nervures ci-dessus énumérées en abrégé « limbe ».

La masse relative de « limbe » et nervure secondaire, de nervure pri-

TABLEAU IX.

**Répartition des glucides dans les limbes.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 11/7 44 | 18/7 44 | 22/7 43 | 3/8 43 | 5/8 43 | 31/8 43 | 3/9 43 | 11/7 44 | 18/7 44 | 22/7 43 | 3/8 43 | 5/8 43 | 31/8 43 | 3/9 43 |
| Bouquet foliaire | A | A | B | B | B | B | B | A | A | B | B | B | B | B |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | | | Réducteurs | | | | | | |
| « Limbe » | 0,30 | — | — | 1,42 | 1,70 | 2,62 | 2,31 | 0,19 | — | — | 1,14 | 1,32 | 2,37 | 1,93 |
| Nervure secondaire | 0,33 | 0,92 | — | 0,80 | 1,66 | — | 2,22 | 0,33 | 0,92 | — | 0,80 | 1,38 | — | 2,03 |
| Nervure primaire | — | — | — | 1,54 | 2,33 | 3,44 | — | — | — | — | 1,54 | 1,90 | 2,98 | — |
| Nervure médiane | — | 3,24 | 3,03 | — | — | — | — | — | 2,12 | 2,50 | — | — | — | — |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | | | Glucose | | | | | | |
| « Limbe » | Trace | — | — | 0,60 | 0,81 | 1,31 | 1,35 | 0,19 | — | — | 0,54 | 0,51 | 1,06 | 0,58 |
| Nervure secondaire | 0,12 | 0,47 | — | 0,29 | 0,81 | — | 1,09 | 0,21 | 0,45 | — | 0,51 | 0,57 | — | 0,94 |
| Nervure primaire | — | — | — | 0,31 | 0,70 | 0,78 | — | — | — | — | 1,23 | 1,20 | 2,20 | — |
| Nervure médiane | — | 0,78 | 0,85 | — | — | — | — | — | 1,34 | 1,65 | — | — | — | — |
| Nature des glucides | Saccharose | | | | | | | | | | | | | |
| « Limbe » | 0,10 | — | — | 0,27 | 0,36 | 0,24 | 0,36 | | | | | | | |
| Nervure secondaire | Trace | Trace | — | Trace | 0,27 | — | 0,18 | | | | | | | |
| Nervure primaire | — | — | — | Trace | 0,40 | 0,44 | — | | | | | | | |
| Nervure médiane | — | 1,07 | 0,50 | — | — | — | — | | | | | | | |

maire, de nervure principale dans une feuille moyenne du bouquet foliaire B est de :

« limbe » et nervures secondaires : 72 % ;

nervures primaires : 10 % ;

nervures médianes : 18 %.

Les analyses comprenant chaque fois un lot de 6 feuilles ont été effectuées entre 8 et 10 heures du matin durant les mois de juillet, août et début de septembre. Les résultats sont consignés dans le tableau IX.

Il ressort de celui-ci que :

A) **la teneur en glucides totaux est sensiblement égale dans les « limbes » et les nervures secondaires. Elle augmente fortement dans les nervures primaires et médianes.**

B) **La répartition des sucres réducteurs est semblable à celle des sucres totaux. Ce fait est dû surtout au glucose et non au lévulose.**

C) **Le % de saccharose est légèrement supérieur dans les nervures primaires et médianes par rapport au « limbe » et aux nervures secondaires où il disparaît plus ou moins.**

D) **Au cours de l'été les « limbes », nervures secondaires et nervures primaires du bouquet foliaire B renferment des pourcentages en sucre de plus en plus élevés.**

E) **Le bouquet foliaire A renferme moins de sucre dans les « limbes » et nervures secondaires que le bouquet foliaire B. Mais ce résultat devrait être confirmé par un plus grand nombre d'analyses.**

Les conclusions que nous venons de tirer valent pour les Betteraves analysées au matin entre 8 et 10 heures.

On peut se poser la question de savoir si les variations diurnes ne sont pas aussi importantes pour un même bouquet foliaire que les variations saisonnières ou les variations observées d'un bouquet à l'autre.

2. — **Variations diurnes de la teneur en sucres des « limbes ».**

Les analyses ont été effectuées à différentes heures de la journée entre le 21 et le 23 juillet 1943 (*).

Elles ont porté à chaque prélèvement sur le limbe d'un lot de 6 feuilles du bouquet foliaire A prises sur 6 Betteraves (une feuille par Betterave).

Les résultats sont consignés dans le diagramme de la fig. 16.

On constate **une augmentation croissante de la teneur glucidique au cours de la journée, mais les variations horaires sont importantes.**

Un maximum est observé le 21 juillet à 12 heures. Il ne faudrait pas en déduire que ce fait peut être généralisé. En effet, le 21 juillet sur la fin de la matinée, les facteurs externes agissant sur la photosynthèse étaient exceptionnels (pluie d'orage suivie d'un ciel lumineux, bonne température...).

(*) Il eut été préférable de réaliser ces analyses la même journée, mais cela était matériellement impossible étant donné la durée de chaque extraction et dosage.

Les causes des différences de teneur en sucre des feuilles d'un même bouquet foliaire ne sont pas seulement imputables à une plus ou moins grande synthèse de glucides.

Les phénomènes dus à la migration, au métabolisme respiratoire ainsi que la propriété que possède le limbe d'hydrolyser, de polymériser, d'isomérer les glucides entrent également en ligne de compte (LEONARD, A., 1938) (*111*).

Quelles conclusions tirer de l'étude des limbes ?

L'analyse des membres entiers (§ 1) indique pour les feuilles du bouquet foliaire B une forte teneur en réducteurs dans lequel prédomine le lévulose et une faible teneur en saccharose.

Quand on dose comparativement les sucres dans les nervures principales, primaires, secondaires et dans le « limbe » (§ 2), on constate que la teneur en glucides de chacune de ces parties diffère.

Dans le « limbe » et les nervures secondaires, le réducteur est abondant et composé surtout de lévulose, le pourcentage en saccharose est très faible.

Remarquons que cette répartition des glucides dans le « limbe » et les nervures secondaires est en tous points comparable à celle du membre entier (tabl. VII). Il est logique qu'il en soit ainsi puisque les deux fractions du limbe ci-dessus énumérées constituent en masse à elles seules les trois-quarts de l'organe.

Il n'en est plus de même dans les nervures primaires et surtout médianes.

La teneur en réducteurs est toujours abondante mais ce n'est plus le lévulose qui prédomine mais le glucose. Le saccharose voit son pourcentage augmenter dans de sensibles proportions.

Ces différences dans le contenu en sucres du « limbe » et des nervures continuent-elles à se marquer dans les différentes parties du pétiole ?

Il est utile de le savoir car si les nervures peuvent être considérées comme les chemins qu'empruntent les sucres migrant par le limbe, les pétioles en sont les voies d'accès vers la tige.

## § 4. — GLUCIDES DES PETIOLES.

### 1. — Contenu glucidique de la « portion inférieure » et de la « portion supérieure » des pétioles.

Le pétiole d'une feuille de Betterave a, en section transversale, la forme d'un triangle à base concave.

A deux ou trois centimètres du point d'insertion sur la tige il s'aplatit et s'élargit considérablement (fig. **17**).

Nous avons séparé du reste du pétiole cette portion basale qui se distingue par ses caractères morphologiques. Nous l'appellerons « portion inférieure ».

La « portion supérieure » comprendra tout le reste du pétiole.

La « portion inférieure » représente environ 20 % de la masse totale du pétiole et la « portion supérieure » 80 % dans des feuilles adultes du bouquet foliaire B.

Les analyses ont été réalisées entre 8 et 10 heures du matin en août, début de septembre et ont porté chaque fois sur un lot de 6 feuilles du bouquet foliaire B.

Les résultats sont réunis dans le tableau X (voir page 38).

On peut en dégager les points suivants :

1°) **Les sucres totaux, au début d'août, sont plus abondants dans la portion inférieure que la portion supérieure. C'est l'inverse fin août et début septembre.**

2°) **Le pourcentage en réducteurs est plus faible dans la « portion inférieure » que dans la « portion supérieure ». Ce fait est dû à une teneur moins élevée en lévulose du pétiole au voisinage de la tige.**

3°) **Le saccharose est nettement plus abondant dans la « portion inférieure » du pétiole.**

Afin de nous rendre compte si dans la « portion supérieure » la teneur en sucre varie lorsque l'on s'éloigne du limbe et que l'on se rapproche de la « portion inférieure », nous avons scindé la « portion supérieure » en deux tronçons de longueur égale.

2. — **Contenu glucidique de la « portion supérieure ».**

La « portion supérieure » du pétiole a été coupée transversalement en son milieu de manière à réaliser deux tronçons de longueur égale.

Le tronçon voisin du limbe sera appelé « tronçon apical », l'autre « tronçon basal ».

Comme précédemment, les analyses ont été effectuées entre 8 et 10 heures du matin en août et ont porté chaque fois sur un lot de 6 pétioles du bouquet foliaire B.

On constate à l'examen du tableau XI (voir page 38) que :
**les teneurs en sucres totaux, réducteurs, saccharose, lévulose et glucose sont relativement semblables dans toute la « portion supérieure » du pétiole.**

Nous allons voir immédiatement qu'il n'en est pas de même dans la « portion inférieure » au voisinage du point d'insertion du pétiole sur la tige.

3. — **Contenu glucidique de la « portion inférieure ».**

Nous avons prélevé, en coupes transversales sériées, de petites masses de tissus d'environ 0,300 gr. de la « portion inférieure » du pétiole au voisinage du point d'insertion de ce membre sur la tige.

Les résultats de ces analyses sont consignés dans le diagramme de la fig. 18.

Il s'avère qu'à mesure qu'on se rapproche du point d'attache du pétiole sur la tige :

1°) **que la teneur en sucres totaux augmente fortement;**

2°) **que le pourcentage en réducteurs diminue surtout celui en lévulose qui tend vers zéro;**

3°) **que la teneur en saccharose de la « portion inférieure » du pétiole augmente très rapidement. Elle dépasse 4 % au voisinage de la tige.**

Avant de terminer l'étude de la répartition des glucides dans les pétioles,

TABLEAU X.

**Répartition des glucides dans les pétioles.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 3/8 43 | 20/8 43 | 25/8 43 | 31/8 43 | 3/9 43 | 3/8 43 | 20/8 43 | 25/8 43 | 31/8 43 | 3/9 43 | 3/8 43 | 20/8 43 | 25/8 43 | 31/8 43 | 3/9 43 |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | Réducteurs | | | | | Saccharose | | | | |
| Portion supérieure | 2,26 | 3.25 | 3,26 | 4,00 | 4,20 | 2,07 | 3,13 | 3,03 | 3,74 | 3,76 | 0,18 | 0,11 | 0,21 | 0,24 | 0,40 |
| Portion inférieure | 2,62 | 3,72 | 3,01 | 3,55 | 3'60 | 1,96 | 2,90 | 2,42 | 2,75 | 2,87 | 0,62 | 0,78 | 0,56 | 0,76 | 0,69 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | Glucose | | | | | | | | | |
| Portion supérieure | 0,58 | 0,63 | 0,90 | 1,23 | 1,10 | 1,49 | 2,50 | 2,13 | 2,51 | 2,66 | | | | | |
| Portion inférieure | 0,36 | 0,50 | 0,44 | 0,53 | 0,40 | 1,60 | 2,40 | 1,98 | 2,22 | 2,47 | | | | | |



TABLEAU XI.

**Répartition des glucides dans la « portion supérieure » du pétiole.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 3/8 43 | 20/8 42 | 3/8 43 | 20/8 42 | 3/8 43 | 20/8 42 | 3/8 43 | 20/8 42 | 3/8 43 | 20/8 42 |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Tronçon apical | 2,23 | 3,52 | 2,09 | 3,26 | 0,13 | 0,24 | 0,71 | 0,70 | 1,38 | 2,56 |
| Tronçon basal | 2,23 | 3,37 | 2,05 | 3,12 | 0,17 | 0,23 | 0,57 | 0.63 | 1,48 | 2,49 |

nous examinerons un point de vue qui n'a pas jusqu'ici été abordé par les auteurs. Il s'agit du pouvoir photosynthétique des pétioles.

Peut-on considérer le pétiole comme uniquement une voie de transit des glucides de la région d'édification (limbes) vers la région de mise en réserve (tige et racine) ?

Les pétioles de Betterave sont chlorophylliens. Leur activité photosynthétique influence-t-elle grandement leur teneur en sucres ?

4. — **Pouvoir photosynthétique des pétioles.**

Nous n'avons pas réalisé de mesures directes de la photosynthèse en nous basant sur les échanges gazeux.

Nous avons simplement comparé le contenu en sucres de pétioles mis dans l'impossibilité de photosynthétiser avec des pétioles témoins.

Fin août, durant 48 heures, 6 pétioles du bouquet foliaire B ont été occultés tout en restant attachés à la tige de 6 Betteraves par un manchon composé de plusieurs épaisseurs de papier blanc. Sur les mêmes plantes, 6 pétioles témoins non occultés ont été choisis.

L'analyse a porté à la fois sur la « portion supérieure » et sur la « portion inférieure ». Les résultats sont transcrits dans le tableau XII. Exceptionnellement, les réducteurs ont été déterminés sans faire la distinction entre glucose et lévulose.

TABLEAU XII.

**Pouvoir photosynthétique des pétioles.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 3 | 4 | 3 | 4 | 3 | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 28/8 42 | 31/8 42 | 28/8 42 | 31/8 42 | 28/8 42 | 31/8 42 | 28/8 42 | 31/8 42 | 28/8 42 | 31/8 42 | 28/8 42 | 3 |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | |
| | Traités (occultés) | | | | | | Témoins (non occultés) | | | | | |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Totaux | | Réducteurs | | Saccharos | |
| Portion supérieure | 3,54 | 4,46 | 3,22 | 4,15 | 0,30 | 0,29 | 3,99 | 4,59 | 3,65 | 4,44 | 0,32 | 0 |
| Portion inférieure | 3,34 | 3,79 | 2,59 | 3,01 | 0,70 | 0,74 | 3,48 | 3,86 | 2,83 | 3,48 | 0,61 | 0, |

L'examen du tableau XII montre que :

1) **Dans la « portion supérieure » des pétioles, les témoins sont plus riches en sucres totaux, en réducteurs que les traités (occultés). La teneur en saccharose reste sensiblement la même.**

2) **Dans la « portion inférieure » il n'y a pas de différence entre témoins et traités quant aux sucres totaux. Les réducteurs sont plus abondants dans les témoins que dans les traités; c'est l'inverse pour le saccharose.**

3) **Si nous comparons les deux portions entre elles, la « portion supérieure », nettement chlorophyllienne, manifeste une légère édification de glucides. La « portion inférieure », beaucoup plus pauvre en chlorophylle** — elle est presqu'incolore — **n'édifie pas de glucides.**

4) **La teneur en saccharose ne semble pas être influencée par l'action de la lumière.**

Ces résultats ne peuvent être considérés que comme des indications. Les glucides élaborés ne s'accumulent pas nécessairement; ils peuvent être transloqués vers la tige à mesure qu'ils s'édifient comme c'est le cas dans les limbes.

En résumé, l'étude des pétioles a mis en évidence les faits suivants :

L'analyse du pétiole pris dans son ensemble révèle une forte teneur en réducteur dans lequel domine le glucose et une teneur en saccharose comparable à celle des limbes, c'est-à-dire très faible.

Quand on sépare la portion basale élargie (« portion inférieure ») de la « portion supérieure », on constate que les réducteurs et le saccharose ne varient guère dans cette dernière et leur teneur est comparable de celle à l'organe entier.

Dans la « portion inférieure » par contre, à mesure qu'on se rapproche de la tige, la teneur en saccharose augmente fortement, le glucose diminue et le lévulose tend à disparaître.

## § 5. — RESUME ET CONCLUSIONS.

Les points saillants relevés au cours de l'exposé qui précède sont les suivants :

1) L'étude de la répartition des glucides dans les divers membres des Betteraves adultes nous a permis tout d'abord de délimiter le champ de nos recherches.

Pour répondre à la question de savoir d'où provient le saccharose de la racine, il suffit de justifier la présence de ce sucre dans la tige. Les analyses révèlent en effet, que la tige peut être, au point de vue de la teneur en sucre, placée sur le même pied que la racine : pourcentage élevé en saccharose, trace de réducteurs composés uniquement de glucose, pas de lévulose (diagr. et tableau VII).

2) Les plantules utilisent le lévulose pour leur croissance et ne commencent à accumuler du saccharose dans la racine que lorsque celle-ci possède ses formations tertiaires (tableau VIII).

3) Le saccharose existe dans les « limbes » (voir pour la définition de ce terme § 3, 1°). Il disparaît plus ou moins dans les nervures secondaires, son pourcentage augmente dans les nervures primaires et surtout médianes pour diminuer dans la « portion supérieure » du pétiole (tableaux IX et X).

A la base du pétiole, un peu avant le point d'insertion sur la tige, la teneur en saccharose s'accroît rapidement (tableau X).

4) Les réducteurs sont abondants surtout dans le pétiole comparativement au saccharose. Au point d'insertion du pétiole sur la tige, les réducteurs diminuent, surtout le lévulose.

5) La répartition des glucides dans les différents membres de la Bette-

rave sucrière, divisés d'après leur morphologie, est résumée dans le diagramme de la figure **19**. Celui-ci diffère sensiblement du diagramme réalisé avec les données de COLIN (fig. **9**) surtout en ce qui concerne le saccharose.

6) La teneur en glucides des limbes est sujette à de fortes variations non seulement au cours de la saison mais d'un bouquet foliaire à l'autre et aussi au cours d'une même journée (diagr. de la fig. **16**).

Le contenu en sucre des pétioles est plus constant que celui des limbes. L'activité photosynthétique y est d'ailleurs réduite (tableau XII).

***

Nous nous limiterons à ces observations et nous nous garderons de tirer de ces analyses d'organes des conclusions sur la translocation des sucres.

La technique que nous avons employée ne permet pas de faire la discrimination entre les glucides emmagasinés et les glucides en mouvement.

Les résultats obtenus par cette technique doivent être considérés comme une introduction à l'étude des tissus conducteurs proprement dits.

Jusqu'à ce jour, ceux-ci n'ont pu être isolés et dosés que sur les plantes ligneuses (MASON, T.-F., MASKELL, E.-S. et PHYLLIS, E. (1928) (*17, 18*), (1933) (*83*).

Les faisceaux libéro-ligneux des plantes herbacées n'ont pas encore, à notre connaissance, fait l'objet d'étude de ce genre.

Dans la seconde partie de ce chapitre, nous traiterons du contenu glucidique des tissus conducteurs de la Betterave.

## B. — CONTENU GLUCIDIQUE DES DIVERS TISSUS DE LA BETTERAVE.

L'étude que nous venons de faire du contenu chimique des divers membres de la Betterave, nous a montré que la solution du problème de la saccharogénie n'est pas à rechercher dans la racine mais dans la tige.

C'est cet organe et les pétioles, voies d'accès des glucides, qui vont maintenant retenir surtout notre attention.

Tiges et pétioles vont être disséqués et les tissus qu'ils renferment analysés.

Le prélèvement de portions de tissus hors d'un organe nécessite de la part de l'expérimentateur des connaissances personnelles pratiques sur l'anatomie du sujet à disséquer.

Ces connaissances nous les avons acquises par l'examen attentif de coupes et de dilacérations nombreuses.

Nous avons ensuite réalisé une étude microchimique préliminaire.

Nous nous sommes attachés à séparer les tissus conducteurs (faisceaux libéro-ligneux) des tissus parenchymateux environnants.

La technique que nous avons mise au point et qui est valable pour d'autres plantes est d'une pratique relativement aisée.

Les tissus ont été analysés par les méthodes que nous avons décrites (Bertrand, Ost). L'emploi de microméthodes n'est pas en effet nécessaire. Les quantités de tissus prélevées sont minimes (0,5 à 1 gr.) mais leur teneur en sucre est fort élevée.

Les divers points que nous venons d'énumérer :

— anatomie des pétioles et de la tige,

— étude microchimique qualitative,

— teneur en glucides des tissus conducteurs et parenchymateux du pétiole et de la tige,

constitueront les trois paragraphes que nous allons décrire. Il convient d'en ajouter un quatrième pour le résumé et les conclusions.

## § 1. — ANATOMIE DU PETIOLE ET DE LA TIGE.

Il ne s'agit pas ici de faire une étude anatomique au sens strict des termes mais plutôt de nous rendre compte de l'importance et de la disposition des différents tissus renfermés dans le pétiole et dans la tige (*).

### 1. — Structure des pétioles.

Des coupes transversales sériées ont été effectuées depuis la base du limbe jusqu'à l'entrée du pétiole dans la tige.

Une coupe transversale dans la « portion supérieure » du pétiole montre : le tissu épidermique protecteur ; les amas de collenchyme réalisant des protubérances et servant de tissu de soutien ; du tissu conjonctif parenchymateux à larges méats au sein duquel sont disposés les faisceaux libéro-ligneux (tissus conducteurs) (fig. **20**).

Les faisceaux possèdent une structure classique : un massif de phloème,

TABLEAU XIII.

**Surface occupée par le parenchyme et les faiseaux dans le pétiole et la tige. (En coupe transversale.)**

| | Surface totale en cm2 | Surface du parenchyme en cm2 | Surface des faisceaux en cm2 | Rapport surf. faisc. / surf. tot. |
|---|---|---|---|---|
| Coupe transversale dans la nervure médiane | 0,304 | 0,28 | 0,024 | 0,08 |
| Coupe transversale dans la « portion supérieure » du pétiole | 1,068 | 1,00 | 0,068 | 0,06 |
| Coupe transversale dans la « portion inférieure » du pétiole | 1,12 | 1,00 | 0,120 | 0,10 |
| Coupe transversale dans le sommet de la tige (segment) | 7,80 | 6,00 | 1,80 | 0,23 |

(*) L'anatomie de la Betterave a été particulièrement bien étudiée par ARTWAGER (1926) (125).

un massif de xylème séparé par une assise cambiale. Notons encore la présence de sclérenchyme aux deux pôles du faisceau (fig. **21**).

Le nombre, la masse et la position des faisceaux varient depuis le limbe jusqu'à la tige (fig. **22**).

Ils sont moins nombreux à mesure qu'on se rapproche du point d'insertion sur la tige mais leur taille augmente (tableau XIII).

Les faisceaux ne restent pas, durant leur parcours dans le pétiole, parallèles entre eux. Des fusions et des anastosmoses compliquées ont lieu.

Il n'existe pas de symétrie réelle dans la disposition des tissus conducteurs du pétiole.

Dans la « portion supérieure » du pétiole, les faisceaux sont disposés presque contre l'épiderme de la face externe.

Dans la « portion inférieure » ils se répartissent à peu près au centre de l'organe.

2. — **Structure de la tige.**

L'anatomie de la tige végétative de Betterave n'est pas connue. Seule la tige florifère a été étudiée par les auteurs (*).

Il est en effet très difficile d'y suivre le parcours des faisceaux par la technique classique des coupes sériées transversales. Les entrenœuds pratiquement inexistants ne séparent pas les structures caractéristiques des nœuds où se fait la pénétration du système vasculaire des feuilles et où se produisent des réarrangements compliqués des faisceaux de chaque trace foliaire GRAVIS (1943) (*122*).

Les coupes longitudinales (fig. **23**) nous fournissent une idée générale sur la structure de la tige.

On y voit une moelle centrale comportant souvent une cavité sous le méristème et une région périphérique bourrée de faisceaux en anastomoses nodales, intriquées les unes dans les autres.

Les faisceaux foliaires des différentes feuilles se fusionnent entre eux et se jettent dans les anneaux tertiaires.

Un réseau vasculaire parfait mais combien compliqué est ainsi réalisé.

## § 2. — ETUDE MICROCHIMIQUE QUALITATIVE.

Nous avons effectué, sur des coupes longitudinales et transversales de pétiole et de tige, des réactions chimiques d'identification du saccharose, du glucose et du lévulose.

Le saccharose n'est pas réducteur; il ne peut être caractérisé qu'après hydrolyse. Or l'hydrolyse opérée sur des coupes réalisée par les acides dilués augmente les chances de diffusion des sucres d'un tissu à l'autre. Si ceux-ci renferment déjà du réducteur, les résultats obtenus manquent absolument de précision.

Les réducteurs ont été identifiés par divers procédés. Celui qui nous a procuré le meilleur résultat consiste à monter les coupes dans une goutte

(*) FRON (1889) (126) a établi le parcours des faisceaux dans la tige florifère de **Beta cycla.**

de NaOH 15 à 20 % avec un fin cristal de tartrate de cuivre.

Le fructose donne naissance en quelques minutes à un précipité cristallin (Cu2O) très fin de couleur jaune rougeatre sans qu'il soit nécessaire de recourir à l'action de la chaleur.

Le glucose, dans les mêmes conditions, ne réagit pas.

Pour le déceler, il faut chauffer légèrement la préparation. Des cristaux agglomérés rouges apparaissent.

La résorcine et la liqueur d'Ost diluée ont également été employées à la recherche du lévulose; le nitrate d'argent ammoniacal et les osazones pour les réducteurs.

Les résultats obtenus peuvent être résumés comme suit :

**Le saccharose se rencontre dans les faisceaux libéro-ligneux du pétiole et de la tige et dans les tissus parenchymateux de la tige.**

**Le glucose est présent dans toutes les cellules parenchymateuses du pétiole mais est surtout, dans cet organe, concentré autour des faisceaux; dans la tige, c'est dans les cellules parenchymateuses de la moelle qu'il est le plus facilement décelable.**

**Le lévulose existe dans les tissus parenchymateux du pétiole mais non dans les tissus vasculaires; il est absent dans la tige.**

## § 3. — TENEUR EN GLUCIDES DU PARENCHYME ET DES FAISCEAUX DU PETIOLE ET DE LA TIGE.

Parmi les divers tissus du pétiole et de la tige, deux d'entr'eux retiendront particulièrement notre attention : les tissus conducteurs (faisceaux libéro-ligneux) et les tissus conjonctifs (parenchyme).

Les tissus parenchymateux qui environnent les faisceaux nous intéressent tout comme ces derniers.

Outre qu'ils constituent la plus grande masse de tissus des organes considérés, ils sont susceptibles dans le pétiole d'être une voie de transit pour le mouvement des sucres.

Parenchyme et faisceaux seront d'abord isolés dans les pétioles, nous envisagerons ensuite la tige.

### 1. — Parenchyme et faisceaux des pétioles.

Nous avons montré que les faisceaux dans la portion supérieure des pétioles sont situés du côté externe. Il s'ensuit que des portions transversales importantes de ce membre sont constituées uniquement de tissus parenchymateux. C'est ce tissu que nous allons d'abord isoler.

Après de multiples essais, nous avons mis au point le procédé suivant :

Le pétiole est soumis à un effort de courbure longitudinale sur une longueur de 4 à 5 cm. seulement, la face interne dirigée dans le sens opposé à celui de pression. Si celle-ci est bien calculée, le pétiole va se déchirer transversalement mais la déchirure n'intéressera que les tissus parenchymateux et s'arrêtera au niveau des tissus vasculaires. Ceux-ci, en effet, manifestent une plus grande résistance due à la présence des tissus ligneux et sclérenchymateux.

Cette opération est renouvelée autant de fois qu'il est nécessaire de manière que le parenchyme de la face interne du pétiole soit sectionné transversalement tous les deux à trois centimètres.

A l'aide de pinces et de scalpel, on soulève ces morceaux que l'on détache de l'organe.

On vérifie à la loupe s'ils ne renferment pas de faisceaux et l'on obtient ainsi ce que nous appelons le « parenchyme » (*).

Le parenchyme prélevé, les faisceaux apparaissent dans toute leur longueur. Les anastomoses sont visibles parfois même à l'œil nu.

A l'aide d'une pince à artère, on détache ceux-ci du parenchyme sous jacent.

Si des fragments de ce tissu restent collés aux faisceaux, on les enlève au scalpel ou, pour plus de sécurité, on les rejette.

L'extraction des faisceaux de la base du pétiole s'effectue de la même manière mais il est plus difficile d'obtenir du parenchyme dépourvu totalement de tissus conducteurs.

Un demi gramme de faisceaux et un ou deux grammes de parenchyme sont suffisants pour l'analyse.

Soulignons qu'il est nécessaire d'agir rapidement car les tissus mis à vif s'altèrent vite.

Le tableau XIV indique la teneur en sucre de ces tissus prélevés à différentes époques de la végétation entre 8 et 10 heures du matin. Six pétioles ont été utilisés dans chaque analyse. Celles-ci montrent que :

1) **Le saccharose est surtout concentré dans les faisceaux, le parenchyme n'en contient que très peu.**

2) **Le lévulose est absent dans les faisceaux mais se rencontre dans le parenchyme.**

3) **Le glucose est présent à la fois dans les faisceaux et le parenchyme, néanmoins sa teneur est plus élevée dans le tissu conjonctif.**

2. — **Parenchyme et faisceaux de la tige.**

Malgré les tentatives réitérées, nous n'avons pu isoler convenablement les faisceaux libéro-ligneux de la tige.

La complexité du parcours de ceux-ci est tellement grande que les diverses techniques que nous avons utilisées ne nous ont pas permis d'aboutir à des résultats satisfaisants.

Nous avons contourné la difficulté en séparant sur des coupes transversales la région périphérique bourrée de faisceaux de la moelle parenchymateuse.

Dans ces conditions nous avons effectué en fait une réelle analyse de tissus parenchymateux. Quant aux faisceaux, il serait plus exact de parler d'un ensemble « faisceaux + parenchyme ».

---

(*) Lors de nos analyses de tissus du pétiole, nous ne faisons pas de distinction entre les tissus parenchymateux, le collenchyme et l'épiderme. Ces deux derniers tissus sont de volume peu important si on les compare au parenchyme, aussi sont-ils prélevés en même temps que celui-ci. En fait, sous le vocable parenchyme, nous comprenons tous les tissus du pétiole à l'exception des faisceaux libéro-ligneux.

## TABLEAU XIV.

**Glucides du parenchyme et des faisceaux du pétiole.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 |
| Bouquet foliaire | A | A | B | B | B | C | A | A | B | B | B | C | A | A | B | B | B | C |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | | Réducteurs | | | | | | Saccharose | | | | | |
| Parenchyme | 2,52 | 1,46 | 3,71 | 3,39 | 2,94 | 3,18 | 2,42 | 1,35 | 3,34 | 3,25 | 2,83 | 2,82 | 0,09 | 0,10 | 0,35 | 0,13 | 0,10 | 0,34 |
| Faisceaux | 3,82 | 4,90 | 6,48 | 5,52 | 5,34 | 4,34 | 1,35 | 2,36 | 2,11 | 1,34 | 1,89 | 0,89 | 2,36 | 2,42 | 4,17 | 3,98 | 3,29 | 3,30 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | | Glucose | | | | | | | | | | | |
| Parenchyme | 0,47 | 0,35 | 0,84 | 0,80 | 0,63 | 0,70 | 1,95 | 1,00 | 2,50 | 2,45 | 2,20 | 2,12 | | | | | | |
| Faisceaux | Trace | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | Trace | 1,35 | 2,36 | 2,11 | 1,24 | 1,89 | 0,89 | | | | | | |

Le tableau XV montre qu'à l'instar des pétioles, **le saccharose des tiges est surtout concentré dans la région qui renferme les faisceaux.**

**Le glucose est plus abondant dans le parenchyme que dans les tissus conducteurs. Ni dans l'un ni dans l'autre tissu on ne rencontre du lévulose.**

Le parenchyme renferme un pourcentage de saccharose déjà fort élevé (3 à 4 %). Il faut voir dans ce fait une conséquence de la fonction d'accumulation dont la tige est le siège. Il doit être mis en rapport avec l'absence de lévulose de cet organe.

TABLEAU XV.

Glucides du parenchyme central et de la région périphérique de la tige.

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 10/9 | 22/9 | 10/9 | 22/9 | 10/9 | 22/9 | 10/9 | 22/9 | 10/9 | 22/ |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Région périphérique | 16,00 | 15,50 | Tr. | 0,10 | 16,0 | 15,4 | 0,00 | 0,00 | Tr. | 0, |
| Parenchyme | 3,48 | 4,20 | 0,21 | 0,30 | 3,12 | 3,60 | 0,00 | 0,00 | 0,21 | 0, |

## § 4. — RESUME ET CONCLUSIONS.

1. — L'étude microchimique nous a montré une inégale répartition des glucides dans les divers tissus du pétiole et de la tige. Les réducteurs semblent concentrés surtout dans le parenchyme et le saccharose dans les tissus conducteurs.

2. — L'étude anatomique a mis en évidence la complexité vasculaire du pétiole et surtout de la tige. La connaissance de la disposition et la structure des faisceaux dans le pétiole a rendu possible leur prélèvement.

3. — Celui-ci s'effectue grâce à la mise au point d'une technique originale qui consiste à enlever les tissus parenchymateux à la face interne de façon à découvrir les faisceaux libéro-ligneux.

4. — L'analyse de ceux-ci et du parenchyme environnant (tableau XIV) révèle que le pourcentage en saccharose est surtout élevé dans les tissus vasculaires. Ceux-ci renferment également des réducteurs composés de glucose. Le parenchyme est vraiment pauvre en saccharose mais par contre plus riche que les faisceaux en glucose et lévulose.

5. — Dans la tige à l'instar de ce qui existe dans le pétiole, le saccharose est surtout concentré dans la région périphérique bourrée d'éléments vasculaires.

* * *

Cette répartition des glucides dans le pétiole et la tige jette quelque clarté sur des questions pendantes que nous avons relevées dans l'étude des travaux des auteurs.

Les expériences sur les feuilles détachées de COLIN (tableau V) reçoivent une première explication.

Si le saccharose se trouve dans les tissus conducteurs, il est logique d'admettre qu'il migre plus facilement que les réducteurs.

D'autre part, le manque de transition entre le pourcentage en saccharose de la base du pétiole et celui de la tige se comprend aisément. Il n'est plus nécessaire pour expliquer « la brusque transformation que l'on observe dans » la composition du mélange des sucres dès les premières assises du collet, » d'admettre qu'un petit nombre seulement de cellules du collet concourent » à la condensation du réducteur ».

La différence de teneur en saccharose entre la base du pétiole et la tige provient :

1°) De l'inégale densité des faisceaux dans chacun de ces organes.

2°) De la fonction d'accumulation de la tige.

A la base du pétiole, les faisceaux libéro-ligneux occupent environ la 1/10e partie de celui-ci; dans la tige c'est le 1/4 qu'ils occupent (tableau XXIII).

En admettant même que la teneur en saccharose reste constante dans les faisceaux du pétiole et de la tige et que, dans cet organe, la fonction d'accumulation ne soit pas prise en considération, on peut justifier aisément que cet organe renferme deux fois et demi plus de saccharose qu'à l'extrême base du pétiole qui, lui, en contient déjà 4 % (diagramme de la fig. **17**).

Si l'on admet que les faisceaux libéro-ligneux sont effectivement les tissus conducteurs de la plante, l'origine du saccharose dans la tige et la racine, en d'autres termes, la saccharogénie, devient avant tout une question de translocation. Le centre d'intérêt se déplace du sommet de la tige, zone de polymérisation présumée par les partisans de cette théorie, vers le pétiole vecteur de saccharose.

Est-ce à dire que nous adoptons la théorie suivant laquelle le saccharose de la tige et de la racine serait uniquement édifié dans les limbes et pétioles et transloqué tel quel à l'exclusion des réducteurs ?

La deuxième partie de notre recherche consacrée à l'étude de la translocation nous permettra de répondre à ces questions.

## APPENDICE AU CHAPITRE QUATRIEME.

## REPARTITION DES GLUCIDES DANS LA BETTERAVE FOURRAGERE

Dans le but de nous rendre compte s'il est possible d'étendre à l'espèce Beta vulgaris les conclusions que nous venons de tirer sur la répartition des glucides dans une variété sucrière, nous avons exécuté un certain nombre d'analyses relatées dans les tableaux XVI, XVII, XVIII, XIX et XX. Elles ont été effectuées sur la variété Zeckendorff au début d'août 1945 au matin (6 heures).

La pauvreté relative de teneur glucidique de l'ensemble de la plante par rapport aux sucrières ne permet pas de suivre aussi sûrement que dans ces dernières les fluctuations du pourcentage des différents sucres dans les diver-

TABLEAU XVI.

**Glucides du parenchyme et des faisceaux du pétiole de Betteraves fourragères.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 3/8 44 | 30/7 45 | 3/8 45 | 3/8 44 | 30/7 45 | 3/8 45 | 3/8 44 | 30/7 45 | 3/8 45 | 3/8 44 | 30/7 45 | 3/8 45 | 3/8 44 | 30/7 45 | 3/8 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Racine | 3,18 | 6,40 | 5,60 | 0,10 | 0,69 | 0,23 | 2,92 | 5,42 | 5,40 | — | 0,0 | 0,0 | 0,10 | 0,69 | 0,23 |
| Tige | 2,50 | 5,55 | 4,25 | 0,10 | 0,26 | 0,15 | 2,30 | 5,02 | 3,89 | — | 0,0 | 0,0 | 0,10 | 0,26 | 0,15 |
| Pétiole | 0,85 | 0,98 | 0,95 | 0,74 | 0,71 | 0,70 | 0,10 | 0,25 | 0,24 | — | 0,0 | 0,0 | 0,74 | 0,71 | 0,70 |
| Limbe | — | 0,41 | 0,47 | — | 0,21 | 0,33 | — | 0,19 | 0,13 | — | 0,0 | 0,0 | — | 0,21 | 0,33 |

ses partie des feuilles (« limbe », nervures secondaires, primaires et principales).

**En ce qui concerne le saccharose, la répartition est identique aux sucrières,** compte tenu, bien entendu, d'un abaissement considérable du pourcentage dans les organes d'accumulation.

**L'analogie est moins évidente pour le glucose,** la racine par exemple est plus riche que la tige. C'est l'inverse dans la variété sucrière.

L'absence de lévulose des feuilles ne peut s'expliquer qu'en se basant sur le faible pourcentage de sucres réducteurs dû à l'heure matinale de l'analyse.

**Mais c'est surtout sur la teneur en sucres des tissus du pétiole et de la tige que la similitude peut s'établir : le saccharose est renfermé dans les faisceaux.**

En conséquence, les conclusions tirées sur Hilleshög s'appliquent aux fourragères et peuvent être logiquement étendues à l'espèce Vulgaris toute entière.

TABLEAU XVII.

Répartition des glucides dans les pétioles de Betteraves fourragères.

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Port. sup. » pétiole | 0,75 | 1,52 | 0,50 | 0,63 | 0,24 | 0,84 | 0,0 | Tr. | 0,50 | 0,63 |
| « Port. inf. » pétiole | 1,35 | 1,40 | 0,78 | 0,96 | 0,54 | 0,41 | 0,0 | Tr. | 0,78 | 0,96 |

TABLEAU XVIII.

Répartition des glucides dans les limbes de Betteraves fourragères.

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 1/8 45 | 6/8 45 | 1/8 45 | 6/8 45 | 1/8 45 | 6/8 45 | 1/8 45 | 6/8 45 | 1/8 45 | 6/8 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Limbe | 0,26 | 0,45 | 0,15 | 0,25 | 0,10 | 0,19 | 0,00 | 0,00 | 0,15 | 0,25 |
| Nerv. second. + limbe | — | 0,55 | — | 0,15 | — | 0,38 | — | 0,00 | — | 0,15 |
| Nerv. prim. | 0,44 | 0,25 | 0,46 | 0,26 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,00 | 0,46 | 0,26 |
| Nerv. princ. | 0,85 | 0,70 | 0,63 | 0,44 | 0,20 | 0,24 | 0,00 | 0,00 | 0,63 | 0,44 |

TABLEAU XIX.

**Glucides du parenchyme et des faisceaux du pétiole de Betteraves fourragères.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 4/8 44 | 10/8 45 | 4/8 44 | 10/8 45 | 4/8 44 | 10/8 45 | 4/8 44 | 10/8 45 | 4/8 44 | 10/8 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Faisceaux | 2.93 | 3.68 | 0.93 | 1.60 | 1.90 | 1.98 | 0.00 | 0.00 | 0.93 | 1.60 |
| Parenchyme | 0.60 | 1.32 | 0.52 | 1.05 | 0,08 | 0.25 | 0.00 | 0.00 | 0.52 | 1.05 |

TABLEAU XX.

**Glucides des tissus de la tige de Betteraves fourragères.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 | 1 | 2 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 | 2/8 45 | 3/8 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | Réducteurs | | Saccharose | | Lévulose | | Glucose | |
| Parenchyme nouvelle | 3.78 | 2.18 | 0.40 | 0.39 | 3.21 | 1.70 | 0.00 | 0.00 | 0.40 | 0.39 |
| Port. périph. de la tige | 7.75 | 7.35 | 0.16 | 0.18 | 7.20 | 6.81 | 0.00 | 0.00 | 0.16 | 0.18 |

## CHAPITRE V.

## TRANSLOCATION DES GLUCIDES DANS LA BETTERAVE.

Les données que nous avons réunies sur la répartition des glucides dans les membres et parties de membres de la Betterave (Chap. IV, A) nous ont permis de poser convenablement le problème de la saccharogénie.

**Pour répondre à la question de savoir d'où provient le saccharose de la racine, il suffit de justifier la présence de ce sucre dans la tige** (chap. IV, § 5, A).

L'analyse glucidique des tissus du pétiole et de la tige révèle que le saccharose est surtout concentré dans les tissus conducteurs (chapitre IV, B). Cette observation nous a mis sur la voie à suivre dans la recherche de la solution du problème.

**L'origine du saccharose mis en réserve dans la tige et la racine devient avant tout une question de translocation de sucre des feuilles dans la tige** (chap. IV, § 4, B).

Les rapports étroits que nous avons établis entre la teneur en saccharose des pétioles, ceux de la tige et la densité des faisceaux dans ces deux organes nous a permis de résoudre dans ses grandes lignes la question de la saccharogénie.

**La différence de teneur en saccharose entre la base du pétiole et la tige provient en majeure partie du fait que celle-ci renferme une beaucoup plus grande masse de tissus conducteurs comparativement au pétiole.**

Cette étude statique basée sur de nombreuses analyses et observations anatomiques doit maintenant être complétée par l'étude dynamique du mouvement des sucres depuis le limbe, organe édificateur, jusqu'à la tige, organe d'accumulation de glucides.

C'est l'objet du présent chapitre qui traitera de la translocation des glucides dans les pétioles.

Dans l'étude de cette fonction, nous nous limiterons aux aspects principaux, c'est-à-dire la détermination du canal du transport, la nature des glucides transloqués et le sens du transport.

Ensuite on envisagera rapidement les modifications chimiques qui interviennent au cours du transfert et la vitesse de déplacement des sucres.

## A. — CANAL DU TRANSPORT, NATURE DES GLUCIDES TRANSLOQUES ET SENS DU TRANSPORT DANS LES PETIOLES.

**Canal du transport.** — Lans la pétiole, les sucres peuvent emprunter deux voies différentes dans leur mouvement vers la tige :

les faisceaux libéro-ligneux et

le parenchyme.

Les deux canaux doivent être considérés, car, si à priori on peut affirmer que les éléments vasculaires constituent le canal normal, il reste à prouver que les sucres renfermés dans le parenchyme ne diffusent pas avec une vitesse utile, vers la tige.

L'hypothèse de l'emmagasinage pur et simple ne peut guère se soutenir. Le parenchyme chlorophyllien du pétiole est générateur de sucres. Or, nous avons constaté que la teneur en glucides de ces tissus n'accuse pas une augmentation progressive au cours de la saison (tableau XVI). Il est donc logique d'admettre que ces sucres s'écoulent vers la tige.

**Nature des glucides transloqués.** — Les analyses de tissu ont montré que le saccharose et les réducteurs se rencontrent à la fois dans les faisceaux et dans le parenchyme. Si de prime abord on peut admettre que le saccharose des faisceaux migre vers la tige et s'y accumule tel quel, on n'est nullement fixé sur le sort des réducteurs du parenchyme et des faisceaux ni sur celui du saccharose renfermé dans le parenchyme.

**Sens du transport.** — Quant au sens du transport, il est évident que le sens normal aussi bien dans les faisceaux que dans le parenchyme est le sens apical-basal. Mais n'existe-t-il pas des mouvements en sens radial (parenchyme, faisceaux, faisceaux-parenchyme).

Expérimentalement, à la détermination du canal du transport, sont intrinsèquement liés la nature des sucres transloqués et le sens du mouvement.

C'est pourquoi, dans notre exposé, nous n'avons pas dissocié ces trois points.

Les expériences que nous avons réalisées afin de déterminer le canal du transport, la nature des glucides transloqués et le sens du transport dans les pétioles peuvent être groupées comme suit :

1. — Détermination des gradients en sucres dans le parenchyme et les faisceaux du pétiole.

2. — Etude des variations comparées de la teneur en sucres des limbes, faisceaux et parenchyme du pétiole.

3. — Expérience sur les feuilles détachées.

4. — Expériences réalisées en vue de bloquer sélectivement les voies du transport des pétioles.

## § I. — GRADIENTS EN SUCRE DES FAISCEAUX ET DU PARENCHYME DES PETIOLES.

A) Nous avons tout d'abord recherché s'il existe dans les tissus du pétiole un gradient apical-basal en comparant la teneur en glucide du parenchyme et des faisceaux de la « portion supérieure » du pétiole avec celle de la « portion inférieure ».

Les résultats de l'analyse sont reportés dans le tableau XXI.

Ils indiquent dans **les faisceaux un gradient positif net du pourcentage en saccharose, pas de gradient pour le glucose ni le lévulose.**

**Dans le parenchyme, les différences de pourcentage ne sont pas suffisantes pour qu'on puisse en tirer une conclusion certaine.** Seule d'ailleurs la teneur en saccharose s'accroît légèrement au voisinage de la tige. Ce fait serait dû, selon nous, à une lente diffusion du saccharose mis en réserve dans la tige.

Existe-t-il également un gradient latéral en sucre ?

B) **Dans les faisceaux il y a un gradient positif centripète pour le saccharose et un gradient négatif pour le réducteur.** En d'autres termes, le saccharose se rencontre à l'intérieur du faisceau et le réducteur à la périphérie (tableau XXII).

Ces résultats ont été obtenus en comparant la teneur en glucides des faisceaux normaux avec des faisceaux légèrement grattés au scalpel.

**Quant au parenchyme, l'étude microchimique nous a montré suffisamment clairement que les sucres réducteurs sont surtout abondants autour des faisceaux.**

Nous pouvons légitimement conclure à **l'existence d'un gradient latéral positif de sucres réducteurs dans le parenchyme dans le sens parenchyme-faisceaux.**

De cette étude des gradients en sucre des tissus du pétiole, il ressort au point de vue de la translocation que :

1) **Les canaux effectifs du transport dans les pétioles sont les faisceaux libéro-ligneux à l'intérieur desquels le saccharose migre dans le sens apical-basal en direction de la tige, mais non le réducteur.**

TABLEAU XXI.

Gradients apical-basal en glucides des faisceaux et du parenchyme du pétiole.

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse (entre 8 et 10 H. matin) | 14/9 43 | 18/9 45 | 5/10 45 | 14/9 43 | 18/9 45 | 5/10 45 | 14/9 43 | 18/9 45 | 5/10 45 | 14/9 43 | 18/9 45 | 5/10 45 | 14/9 43 | 18/9 45 | 5/10 45 |
| Bouquet foliaire | B | B | C | B | B | C | B | B | C | B | B | C | B | B | C |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Faisceaux « portion sup. » | 5.34 | 5.63 | 4.00 | 1.89 | 1.70 | 1.80 | 3.28 | 3.73 | 2.10 | 0.00 | 0.00 | 0.68 | 1.89 | 1.70 | 1.12 |
| Faisceaux « portion infér. » | 7.46 | 9.45 | 6.04 | 1.32 | 1.75 | 1.48 | 5.83 | 7.31 | 4.33 | 0.00 | 0.00 | 1.00 | 1.32 | 1.75 | 1.48 |
| Parenchyme « port. sup. » | 2.94 | 3,18 | — | 2.83 | 2.93 | — | 0.10 | 0.24 | — | 0.63 | 1.02 | — | 2.20 | 1.91 | — |
| Parenchyme « port. inf. » | 3,20 | 3.43 | — | 2.28 | 2.93 | — | 0.87 | 0.47 | — | 0.23 | 0.66 | — | 2.05 | 2.27 | — |

TABLEAU XXII.

Gradient latéral des glucides dans les faisceaux (le 6-10-45, Feuilles bouquet fol. C) entre 8 et 10 h. matin.

| Nature des glucides | Totaux | Réducteurs | Saccharose | Lévulose | Glucose |
|---|---|---|---|---|---|
| Faisceaux témoin | 4.90 | 1.55 | 3.18 | 0.0 | 1.55 |
| Faisceaux grattés | 6.11 | 1.29 | 4.58 | 0.0 | 1.29 |

2) **Dans le parenchyme les réducteurs sont en mouvement soit dans le sens parenchyme-faisceaux soit dans le sens inverse.** Dans ce dernier cas il s'agirait d'une hydrolyse du saccharose à partir des faisceaux, ce qui est peu probable. En effet, la teneur en invertase des pétioles, surtout dans la portion inférieure, est pratiquement nulle (H. COLIN, 1917) (*107*).

3) Quant au saccharose du parenchyme, nous ne pouvons prendre position en nous basant sur cette expérience. Nous avons émis l'hypothèse que l'augmentation de teneur en saccharose du parenchyme de la portion inférieure du pétiole provient d'une diffusion à partir de la tige. Nous supposons que les traces de saccharose rencontrées dans la « portion supérieure » du pétiole proviennent d'une diffusion de ce sucre à partir des faisceaux de cet organe.

* * *

Les résultats obtenus par l'étude des gradients dans les divers tissus du pétiole considérés comme voie d'accès à la tige pourraient mettre le point final au problème de la saccharogénie.

Néanmoins, nous avons tenu à relater d'autres expériences moins démonstratives réalisées dans le même but, c'est-à-dire déterminer le canal du transport dans les pétioles, la nature et le sens des sucres transloqués.

Dans un premier groupe d'expériences, nous avons considéré les variations de teneur en sucre des limbes comparées à celles des faisceaux et du parenchyme des pétioles.

## § 2. — VARIATIONS DE LA TENEUR EN GLUCIDES DES LIMBES COMPAREE A CELLE DES FAISCEAUX ET DU PARENCHYME DES PETIOLES.

Une corrélation étroite entre la variation de teneur dans les limbes et dans les pétioles d'un glucide déterminé indique une probabilité de transport de ce sucre.

Aussi, nous basant sur ce raisonnement, nous avons analysé simultanément le limbe, le parenchyme et les faisceaux des pétioles à des moments déterminés.

Dans une **première série d'expériences,** les glucides des limbes, parenchyme et faisceaux du pétiole ont été dosés le matin et le soir à 12 heures d'intervalle.

A cet effet, nous avons choisi un lot de 6 Betteraves le plus semblables possible et, sur chaque Betterave, 5 feuilles du bouquet foliaire B. Une feuille sur chaque plante a été prélevée pour les analyses (échantillons n$^{os}$ 1 à 5).

Les résultats sont consignés dans le tableau XXIII.

**La seconde série d'analyses** diffère légèrement de la première (tableau XXIV). Les prélèvements ont été réalisés après 12 heures d'obscurité complète (durant cette période les Betteraves sont recouvertes par des pots en terre) et 12 heures de lumière. Les mêmes précautions que ci-dessus ont été prises dans le choix des feuilles et des Betteraves (échantillons n$^{os}$ 6 à 11).

**Dans une troisième série** (tableau XXV) les plantes ont été placées à l'obscurité complète durant 72 heures. La teneur en sucres des limbes, faisceaux et parenchyme du pétiole a été évaluée après 12 heures et 72 heures d'obscurité (échantillons n$^{os}$ 12 à 14).

Ces trois séries d'expériences étant fort voisines nous examinerons les résultats de celles-ci dans leur ensemble.

On constate que la teneur en sucres des limbes est en général peu élevée si on la compare à celle relatée dans les tableaux VII et IX.

Ce fait est dû vraisemblablement au temps couvert de cette époque de l'année (fin août, début septembre 1945).

La différence de teneur en glucides totaux des limbes au matin et au soir sont peu importantes et parfois même nulles.

A cet égard, on peut distinguer dans les résultats des analyses relatées aux tableaux XXIII, XXIV et XXV, deux cas :

**Premier cas :** Une différence sensible de teneur en sucres totaux des limbes existe le matin par rapport au soir, échantillons 2 et 3, 8 et 9, 12 et 13.

**Deuxième cas :** Pas de différence marquée en sucres totaux le matin par rapport au soir dans les échantillons dans les limbes des échantillons 6 et 7, 10 et 11, 13 et 14. Ces deux cas sont résumés dans les tableaux récapitulatifs XXVI et XXVII tirés des données relatées dans les tableaux XXIII, XXIV et XXV.

**Premier cas :** Dans ce cas (tableau XXVI) on peut affirmer qu'il y eut départ des sucres des limbes vers les pétioles. On constate en effet que :

1°) Les variations en réducteurs vont de pair dans les limbes et dans les faisceaux des pétioles mais non dans le parenchyme. Cela peut signifier que dans les pétioles les réducteurs des faisceaux proviennent tout au moins partiellement des limbes. Mais les réducteurs du parenchyme n'auraient pas la même origine.

2°) La teneur en saccharose des limbes dans les échantillons 2 et 3, 8 et 9 reste stationnaire, tandis que celle des faisceaux diminue. Cela peut vouloir dire que le saccharose s'écoule dans les faisceaux du pétiole vers la tige à mesure de sa formation dans les limbes à partir des réducteurs dont le pourcentage s'abaisse.

Dans les échantillons 12 et 13 la teneur en saccharose du limbe diminue fortement durant la nuit tandis qu'elle augmente légèrement dans les faisceaux du pétiole. Dans ce cas le saccharose des limbes n'aurait pu être transloqué par les faisceaux du pétiole avec une vitesse suffisante d'où engorgement de ceux-ci. Ces observations renforcent l'hypothèse que nous avons formulée au paragraphe I à savoir que le saccharose du limbe migre vers la tige à travers les faisceaux du pétiole. Elles laissent entrevoir la possibilité de transport de réducteurs dans les faisceaux.

Quant au parenchyme, il ne participe pas directement au transport des sucres des limbes vers les pétioles.

**Deuxième cas :** Dans ce cas (repris au tableau XXVII) contrairement au précédent, il n'existe pas de différence marquée dans la teneur en sucre des limbes le matin par rapport au soir. Ces faits semblent indiquer qu'il n'y a pas eu de mouvements de sucres des limbes vers les pétioles. Nous ne pouvons affirmer l'absence totale de mouvement car il eut été alors néces-

TABLEAU XXIII.

**Variations comparées de la teneur en glucides des limbes, faisceaux et parenchyme des pétioles à la lumière et à l'obscurité.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Date de l'analyse | 16/8 45 | 16/8 45 | 17/8 45 | 20/8 45 | 21/8 45 | 16/8 45 | 16/8 45 | 17/8 45 | 20/8 45 | 21/8 45 | 16/8 45 | 16/8 45 | 17/8 45 | 20/8 45 | 21/8 45 |
| Heure de l'analyse | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | Réducteurs | | | | | Saccharose | | | | |
| Limbe | 1.08 | 1.60 | 1.04 | 0.64 | 0.66 | 0.70 | 1.22 | 0.70 | 0.34 | 0.49 | 0.36 | 0.36 | 0.32 | 0.28 | 0.16 |
| Faisceaux | 6.50 | 8.04 | 7.07 | 4.74 | 4.23 | 2.11 | 3.23 | 2.89 | 1.97 | 1.84 | 4.17 | 5.56 | 3.97 | 2.63 | 2.27 |
| Parenchyme | 3.70 | 4.88 | 5.24 | 3.61 | 3.77 | 3.33 | 4.31 | 5.01 | 3.54 | 3.53 | 0.35 | 0.54 | 0.21 | 0.07 | 0.22 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | Glucose | | | | | | | | | |
| Limbe | 0.35 | 0.39 | 0.26 | Tr. | Tr. | 0.35 | 0.83 | 0.44 | 0.34 | 0.49 | | | | | |
| Faisceaux | Tr. | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.11 | 2.11 | 3.23 | 2.89 | 1.97 | 1.73 | | | | | |
| Parenchyme | 0.84 | 0.90 | 1.65 | 1.29 | 1.13 | 2.49 | 3.41 | 3.36 | 2.25 | 2.40 | | | | | |

## TABLEAU XXIV.

**Variations comparées de la teneur en glucides des limbes, faisceaux et parenchyme des pétioles à la lumière et à l'obscurité.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Date de l'analyse | 23/8 45 | 24/8 45 | 30/8 45 | 31/8 45 | 31/8 45 | 1/9 45 | 23/8 45 | 24/8 45 | 30/8 45 | 31/8 45 | 31/8 45 | 1/9 45 | 23/8 45 | 24/8 45 | 30/8 45 | 31/8 45 | 31/8 45 | 1/9 45 |
| Heure de l'analyse | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 | 20 | 8 |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | | Réducteurs | | | | | | Saccharose | | | | | |
| Limbe | 1.30 | 1.10 | 1.20 | 0.60 | 0.72 | 0.74 | 0.86 | 0.71 | 1.08 | 0.33 | 0.50 | 0.56 | 0.42 | 0.37 | 0.11 | 0.25 | 0.20 | 0.17 |
| Faisceaux | 6.30 | 7.27 | 6.98 | 6.42 | 6.24 | 7.00 | 2.85 | 2.32 | 2.02 | 1.64 | 1.96 | 2.33 | 3.75 | 4.70 | 4.70 | 4.54 | 4.06 | 4.54 |
| Parenchyme | 5.50 | 5.33 | 5.65 | 4.77 | 4.73 | 5.34 | 5.41 | 5.03 | 4.64 | 4.40 | 4.36 | 4.52 | 0.09 | 0.31 | 0.95 | 0.35 | 0.35 | 0.78 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | | Glucose | | | | | | | | | | | |
| Limbe | 0.37 | 0.31 | 0.48 | 0.12 | 0.14 | 0.25 | 0.49 | 0.40 | 0.60 | 0.21 | 0.36 | 0.31 | | | | | | |
| Faisceaux | 0.72 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 2.13 | 2.32 | 2 02 | 1.64 | 1.96 | 2.33 | | | | | | |
| Parenchyme | 1.87 | 1.31 | 1.57 | 1.62 | 1.42 | 1.49 | 3.54 | 3.72 | 3.07 | 2.58 | 2.94 | 3.03 | | | | | | |

TABLEAU XXV.

**Variations comparées de la teneur en glucides des limbes, faisceaux et parenchyme des pétioles à l'obscurité.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 12 | 13 | 14 | 12 | 13 | 14 | 12 | 13 | 14 | 12 | 13 | 14 | 12 | 13 | 14 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Date de l'analyse | 3/9 45 | 4/9 45 | 6/9 45 | 3/9 45 | 4/9 45 | 6/9 45 | 3/9 45 | 4/9 45 | 6/9 45 | 3/9 45 | 4/9 45 | 6/9 45 | 3/9 45 | 4/9 45 | 6/9 45 |
| Période d'obscurité | 0 H. | 12 H. | 72 H. | 0 H. | 12 H. | 72 H. | 0 H. | 12 H. | 72 H. | 0 H. | 12 H. | 72 H. | 0 H. | 12 H. | 72 H. |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Limbe | 1.95 | 0.75 | 0.68 | 1.02 | 0.50 | 0.36 | 0.87 | 0.23 | 0.30 | 0.58 | 0.24 | 0.20 | 0.44 | 0.26 | 0.16 |
| Faisceaux | 6.10 | 5.65 | 5.47 | 2.10 | 1.40 | 1.82 | 3.80 | 4.03 | 3.46 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 2.10 | 1.40 | 1.82 |
| Parenchyme | 4.71 | 4.80 | 4.38 | 4.30 | 4.03 | 3.91 | 0.37 | 0.73 | 0.43 | 1.32 | 1.44 | 1.24 | 2.98 | 2.59 | 2.67 |

TABLEAU XXVI.

| | N° | Totaux | Réducteurs | Saccharose | Lévulose | Glucose |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Limbes | 2 et 3 | — 0.56 | — 0.52 | — 0.04 | — 0.13 | — 0.39 |
| | 8 » 9 | — 0.60 | — 0.75 | + 0.14 | + 0.05 | — 0.49 |
| | 12 » 13 | — 1.20 | — 0.52 | — 0.64 | — 0.34 | — 0.18 |
| Faisceaux | 2 » 3 | — 0.97 | — 0.34 | — 1.59 | 0.0 | — 0.34 |
| | 8 » 9 | — 0.56 | — 0.38 | — 0.26 | 0.0 | — 0.38 |
| | 12 » 13 | — 0.45 | — 0.70 | + 0.23 | 0.0 | — 0.70 |
| Parenchyme | 2 » 3 | + 0.36 | + 0.70 | — 0.33 | + 0.75 | — 0.05 |
| | 8 » 9 | — 0.88 | — 0.44 | — 0.60 | + 0.05 | — 0.49 |
| | 12 » 13 | + 0.09 | — 0.27 | — 0.36 | + 0.12 | — 0.39 |

TABLEAU XXVII.

| | N° | Totaux | Réducteurs | Saccharose | Lévulose | Glucose |
|---|---|---|---|---|---|---|
| Limbes | 4 et 5 | + 0.02 | + 0.15 | — 0.12 | 0.0 | + 0.15 |
| | 6 » 7 | — 0.20 | — 0.15 | — 0.05 | — 0.06 | — 0.09 |
| | 10 » 11 | + 0.02 | + 0.06 | + 0.03 | + 0.11 | — 0.05 |
| | 13 » 14 | — 0.07 | — 0.14 | + 0.07 | — 0.04 | — 0.10 |
| Faisceaux | 4 » 5 | — 0.51 | — 0.13 | — 0.36 | 0.0 | — 0.24 |
| | 6 » 7 | + 0.47 | — 0.53 | + 0.95 | — 0.72 | + 0.19 |
| | 10 » 11 | + 0.76 | + 0.37 | + 0.38 | 0.0 | + 0.37 |
| | 13 » 14 | — 0.18 | + 0.42 | — 0.57 | 0.0 | + 0.42 |
| Parenchyme | 4 » 5 | + 0.16 | — 0.01 | + 0.15 | — 0.16 | + 0.15 |
| | 6 » 7 | — 0.17 | — 0.38 | + 0.22 | — 0.56 | + 0.18 |
| | 10 » 11 | — 0.39 | + 0.16 | + 0.43 | + 0.07 | + 0.06 |
| | 13 » 14 | — 0.42 | — 0.12 | — 0.30 | — 0.20 | + 0.03 |

saire de doser les polysaccharides (amidon, dextrine). Si au point de vue de la nature des glucides transloqués, ces expériences ne peuvent apporter une contribution nouvelle, elles sont néanmoins très intéressantes si on considère la physiologie du mouvement. Elles révèlent que la migration des sucres du limbe dans le pétiole ne s'effectue que lorsque les limbes atteignent une certaine teneur en glucides. Ce **seuil d'écoulement** dans les conditions de l'expérience se situe aux environs de 0.6 % de sucres totaux dans les limbes (échantillons 13 et 14, 10 et 11, 4 et 5).

***

En résumé, il existe une corrélation entre les variations de teneur en sucres réducteurs et en saccharose des limbes et ceux des faisceaux des pétioles.

Il n'existe pas de corrélation entre les variations glucidiques des limbes et celles du parenchyme des pétioles.

Ces rapports indiquent une probabilité de transport des réducteurs et du saccharose des limbes vers la tige à l'intérieur des faisceaux des pétioles.

Quant au parenchyme des pétioles il ne participerait pas d'une manière active au transport apical-basal des sucres édifiés dans les limbes.

D'autre part, les expériences relatées dans ce paragraphe montrent l'existence d'un seul écoulement dans les limbes des glucides en direction des pétioles. En dessous d'une certaine teneur en sucres totaux, les limbes se vident difficilement de leur sucre.

⁂

Une preuve plus convaincante du mouvement des sucres dans les tissus du pétiole pourrait être trouvée dans l'accumulation de sucres au dessus d'une zone d'obstruction du conduit dans lequel ils se meuvent.

Aussi dans les expériences que nous allons maintenant relater, nous nous sommes efforcés d'arrêter le transport des glucides dans les pétioles.

### § 3. — EXPERIENCES SUR LES FEUILLES DETACHEES.

Dans le but de bloquer le mouvement des sucres dans les tissus du pétiole, nous avons détaché des feuilles de la plante.

Celles-ci sont placées dans de larges tubes à réaction contenant quelques cc. d'eau. L'eau est renouvelée journellement et analysée.

Les sucres du pétiole ne diffusent pas dans le liquide. Ce fait est dû vraisemblablement à la présence d'un tissu de cicatrisation qui se développe au niveau de la coupure.

Les feuilles détachées de la plante se maintiennent en vie une dizaine de jours sans faner à condition d'être légèrement ombragées (claie). Il faut, d'autre part, prendre la précaution d'imbiber d'eau le scalpel lors de la coupure et de déposer les feuilles rapidement dans l'eau du tube; ceci afin d'éviter une entrée d'air dans les vaisseaux, fait qui causerait un ralentissement ou même un arrêt de la circulation de l'eau dans le bois.

Ces feuilles sont placées dans le champ à côté des Betteraves témoins dont elles proviennent. Témoins et traitées sont analysées après des durées déterminées.

Dans une première expérience, 6 feuilles prises sur 6 Betteraves ont été analysées à 8 heures du matin. Simultanément, 6 autres feuilles prises sur les mêmes Betteraves et comparables au point de vue morphologique aux premières ont été détachées et placées dans des tubes exposés à l'extérieur dans le champ. Ces feuilles ont été soumises à l'analyse le surlendemain à 8 heures du matin.

Dans les deux cas, les dosages ont porté sur le limbe, la nervure principale, la « portion supérieure » et « inférieure » du pétiole.

Le tableau XXVIII indique les résultats de ces analyses.

Outre la teneur en sucre au début et à la fin de l'expérience, on y trouvera calculée la différence de pourcentage en sucre entre ces deux analyses, donnée qui facilite la compréhension du tableau.

**Dans le limbe, le pourcentage en sucres totaux augmente; celui des réducteurs diminue, fait dû au glucose; la teneur en saccharose croît.**

TABLEAU XXVIII.
Expériences sur les feuilles détachées.

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Date de l'analyse | 30/8 43 | 1/9 43 | | 30/8 43 | 1/9 43 | | 30/8 43 | 1/9 43 | | 30/8 43 | 1/9 43 | | 30/8 43 | 1/9 43 | |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Limbes | 2.62 | 3.31 | + 0.69 | 2.37 | 2.08 | — 0.29 | 0.23 | 1.16 | + 0.93 | 1.31 | 1.77 | + 0.46 | 1.06 | 0.32 | — 0.84 |
| Nervure principale | 3.43 | 4.23 | + 0.80 | 2.98 | 4.04 | + 1.06 | 0.42 | 0.18 | — 0.24 | 0.78 | 0.99 | + 0.21 | 2.20 | 3.04 | + 0.84 |
| Port. sup. du pétiole | 3.73 | 4.04 | + 0.31 | 3.50 | 3.34 | — 0.16 | 0.21 | 0.66 | + 0.45 | 0.98 | 1.12 | — 0.14 | 2.52 | 2.21 | — 0.31 |
| Port. inf. du pétiole | 3.58 | 3.55 | — 0.03 | 2.75 | 2.67 | — 0.08 | 0.78 | 0.83 | + 0.05 | 0.53 | 0.61 | + 0.08 | 2.22 | 2.06 | + 0.16 |

TABLEAU XXIX.

**Expériences sur les feuilles détachées.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Date de l'analyse | 22/9 45 | 24/9 45 | 1/10 45 | 22/9 45 | 24/9 45 | 1/10 45 | 22/9 45 | 24/9 45 | 1/10 45 | 22/9 45 | 24/9 45 | 1/10 45 | 22/9 45 | 24/9 45 | 1/10 45 |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Limbes | 0.71 | 1.28 | 4.15 | 0.56 | 0.95 | 3.20 | 0.14 | 0.31 | 0.90 | 0.27 | 0.45 | 1.71 | 0.29 | 0.50 | 1.49 |
| variations : | — | + 0.75 | + 2.87 | — | + 0.39 | + 2.25 | — | + 0.17 | + 0.59 | — | + 0.18 | + 0.26 | — | + 0.21 | + 0.99 |
| Faisceaux | 5.61 | 5.79 | 5.50 | 2.22 | 2.21 | 2.44 | 3.22 | 3.40 | 2.90 | 0.25 | 0.30 | 0.46 | 1.97 | 1.91 | 1.98 |
| variations : | — | + 0.18 | — 0.29 | — | — 0.01 | + 0.23 | — | + 0.18 | — 0.50 | — | + 0.05 | + 0.16 | — | — 0.06 | + 0.07 |
| Parenchyme | 4.55 | 4.25 | 4.57 | 4.27 | 3.89 | 4.22 | 0.26 | 0.33 | 0.14 | 1.37 | 1.13 | 1.12 | 2.90 | 2.76 | 3.10 |
| variations : | — | — 0.30 | + 0.12 | — | — 0.38 | + 0.33 | — | 0.07 | — 0.19 | — | — 0.24 | — 0.01 | — | — 0.14 | + 0.44 |

**Dans la nervure principale, tous les sucres augmentent de teneur excepté le saccharose qui diminue.**

**Dans la « portion supérieure » du pétiole, l'accroissement de teneur en sucre est moins important, il porte sur les sucres totaux et le saccharose, les autres sucres diminuent de pourcentage.**

**Dans la « portion inférieure » du pétiole, le teneur en sucre reste constante.**

Nous devons constater que le mouvement des sucres vers la tige est arrêté dans les feuilles détachées dont l'extrémité du pétiole plonge dans l'eau.

Si le mouvement restait en effet normal, il y aurait une accumulation de glucides à la base du pétiole.

Les limbes et les nervures principales s'engorgent de sucres et c'est surtout le saccharose qui s'accumule. Seul le glucose passe du limbe dans la nervure principale.

Dans cette dernière, il semble y avoir un mouvement du saccharose vers la « portion supérieure » du pétiole qui s'enrichit en ce sucre.

⁂

Dans la seconde série d'expériences sur des feuilles détachées les pétioles ont été occultés afin de supprimer la photosynthèse.

Les analyses ont porté sur le limbe, le parenchyme et les faisceaux du pétiole. Elles ont été effectuées après deux et dix jours d'expérience.

Le tableau XXIX montre les variations de teneur en sucre des feuilles détachées de la plante.

**Dans les limbes, après 2 jours, il y a une augmentation approximativement égale des 3 glucides : saccharose, glucose et lévulose; après 10 jours ce sont les réducteurs qui marquent l'accroissement de teneur la plus élevée.**

**Dans les faisceaux, après 2 jours, légère augmentation en sucres totaux due uniquement au saccharose; après 10 jours, diminution en sucres totaux due au saccharose.**

**Dans le parenchyme, après 2 jours, légère diminution en sucres totaux due aux trois glucides; après 10 jours, stabilisation.**

De cette expérience, comme de la précédente, on peut conclure que le mouvement des sucres est arrêté dans le pétiole de la feuille détachée de la plante.

Pas d'accumulation ni dans les faisceaux ni dans le parenchyme en rapport avec l'augmentation de teneur en sucres des limbes.

Alors que la teneur en sucres totaux des limbes est, après 10 jours, 6 fois ce qu'elle était au début de l'expérience, le pourcentage de sucres dans les faisceaux et le parenchyme reste pratiquement constant.

Si, des points de vue de la détermination du canal du transport, de la nature des glucides transloqués et du sens du transport des glucides dans les pétioles, cette expérience n'apporte pas les contributions que nous pouvions espérer, il n'en reste pas moins qu'elle revêt une grande importance quand on considère les facteurs responsables du mouvement.

Elle nous a permis d'orienter nos recherches sur les facteurs physiologiques responsables du mouvement des sucres. Celles-ci seront exposées dans un autre mémoire.

Dans les expériences relatées ci-dessus, nous avons, en détachant les feuilles de la plante, simultanément bloqué les deux voies de transport apical-basal possible au sein du pétiole à savoir : les faisceaux et le parenchyme.

Il s'agit maintenant d'arrêter le flot des sucres sur les feuilles en place et dans un des deux conduits seulement, l'autre continuant à fonctionner normalement.

## § 4. — EXPERIENCES REALISEES EN VUE DE BLOQUER SELECTIVEMENT LES VOIES DE TRANSPORT DU PETIOLE VERS LA TIGE.

Nous relaterons tout d'abord les expériences réalisées sur le parenchyme pétiolaire avant d'envisager celles réalisées sur les faisceaux.

### A. — Arrêt du mouvement des glucides dans le parenchyme.

Dans la « portion supérieure » de pétioles occultés, le parenchyme a été sectionné soit à l'aide d'un fin scalpel, soit en le fendant transversalement selon le processus indiqué dans le § 3, chapitre IV, B, lors de la description de notre technique de prélèvement de tissus.

Les deux lèvres de la blessure ont été écartées grâce à une courbure légère de l'organe et le vide formé obstrué par de la plastaline.

Cinq jours après l'incision, les analyses ont été effectuées sur les portions de tissu parenchymateux (1 gr. environ) situées immédiatement au-dessus et en-dessous de l'incision.

Des portions similaires de parenchyme sont prélevées au même endroit sur des pétioles témoins.

Six pétioles traités et six pétioles témoins ont été ainsi analysés à trois reprises.

Les résultats sont consignés dans le tableau XXX.

**Une légère différence existe dans la teneur en sucre entre la zone située au-dessus de la coupure et celle située en-dessous. Si l'on tient compte de la durée de l'expérience, il faut admettre que le mouvement apical-basal dans le parenchyme est vraiment faible. Il serait plus exact de parler de diffusion que de translocation.**

### B. — Arrêt du mouvement des glucides dans les faisceaux libéro-ligneux.

Dans le but d'arrêter le mouvement des glucides, dans les faisceaux, et de vérifier leur accumulation au-dessus de la zone d'obstruction, nous avons, dans des essais, qu'il faut considérer comme préliminaires, utilisé des agents biologiques comme celui qui est responsable de la jaunisse.

L'agent pathogène se transmet aux feuilles saines par piqûre de pucerons (Aphis), par greffe mais non par jus.

Une des caractéristiques des feuilles atteintes de cette maladie est l'oblitération des tubes criblés ROLAND (1936) (*127*), (1938) (*128*).

## TABLEAU XXX.

**Arrêt du mouvement des glucides dans le parenchyme du pétiole.**

| N° | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 11/9 45 | 17/9 45 | 19/9 45 | 11/9 45 | 17/9 45 | 19/9 45 | 11/9 45 | 17/9 45 | 19/9 45 | 11/9 45 | 17/9 45 | 19/9 45 | 11/9 45 | 17/9 45 | 19/9 45 |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Pr. au-dessus l'incision 1 | 3.12 | 3.72 | 3.82 | 3.10 | 3.44 | 2.95 | 0.00 | 0.26 | 0.82 | 0.00 | 1.02 | 0.00 | 3.10 | 2.42 | 2.95 |
| Pr. en-dessous l'incision 2 | 2.95 | 3.40 | 3.66 | 2.95 | 3.04 | 3.23 | 0.00 | 0.33 | 0.40 | 0.00 | 0.92 | 0.00 | 2.95 | 2.12 | 3.23 |
| Différence entre 1-2 | + 0.17 | + 0.32 | + 0.16 | + 0.15 | + 0.40 | — 0.28 | 0.0 | — 0.07 | + 0.42 | 0.0 | — 0.10 | 0.0 | + 0.15 | + 0.30 | — 0.28 |
| Pr. témoin même niv. 1, 3 | — | 3.56 | — | — | 3.36 | — | — | 0.19 | — | — | 0.94 | — | — | 2.42 | — |
| Pr. témoin même niv. 2, 4 | — | 3.48 | — | — | 3.30 | — | — | 0.17 | — | — | 0.82 | — | — | 2.48 | — |
| Différence entre 3-4 | — | + 0.08 | — | — | + 0.06 | — | — | + 0.02 | — | — | + 0.12 | — | — | — 0.06 | — |

TABLEAU XXXI.

**Teneur en glucides des feuilles atteintes de jaunisse.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 Tém. | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse (8 H. matin) | 2/10 45 | | 28/9 45 | 2/10 45 | | 28/9 45 | 2/10 45 | | 28/9 45 | 2/10 45 | | 28/9 45 | 2/10 45 | | 28/9 45 |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Limbe | 3.70 | 0.92 | | 3.15 | 0.50 | | 0.52 | 0.40 | | 1.87 | 0.28 | | 1.23 | 0.22 | |
| Faisceaux (+ parenchyme) | — | — 4.82 | | — | — 1.78 | | — | — 2.88 | | — | — | — | — | — | — |
| Parenchyme | — | — 3.98 | | — | — 1.38 | | — | — 2.47 | | — | — | — | — | — | — |

Les limbes malades se sont montrés gorgés de sucres réducteurs mais leur teneur en saccharose est plus ou moins normale (tableau XXXI).

Lors de tentatives de prélèvement des faisceaux des pétioles de feuilles infectées, ceux-ci se sont révélés tellement cassants qu'il ne nous a pas été possible de les isoler.

Nous avons contourné la difficulté en séparant en coupe longitudinale la portion parenchymateuse des pétioles de la portion renfermant les faisceaux. Mais ceux-ci restent ainsi entourés d'une notable quantité de tissus parenchymateux.

Le tableau XXXI indique les résultats de cette analyse.

**La teneur glucidique des faisceaux semble normale mais le parenchyme renferme du saccharose en abondance.**

Provient-il des faisceaux d'où il serait sorti ?

Le régime glucidique de la feuille a-t-il subi d'importantes modifications dues à la maladie ?

Les analyses précitées ne permettent pas de prendre position.

Nous avons néanmoins tenu à les signaler afin qu'une éventuelle collaboration entre phytopathologistes et physiologistes rende possible à bref délai la mise au point d'une nouvelle technique d'étude de la fonction de translocation (*).

## RESUME ET CONCLUSIONS DES PARAGRAPHES 1, 2, 3 et 4.

1. — De l'ensemble des expériences relatées dans les paragraphes 1, 2, 3 et 4 de ce chapitre, il ressort que dans **les pétioles, seuls les faisceaux participent activement au mouvement de transfert des glucides des limbes vers la tige. Les glucides du parenchyme pétiolaire ne prennent pas part à cette translocation si ce n'est par un phénomène lent de diffusion.**

2. — **Dans les faisceaux, le saccharose est en mouvement vers la tige.**

En effet :

1. — le saccharose existe dans les tissus conducteurs sous un gradient positif apical-basal;

2. — les variations de teneur des limbes en saccharose se répercutent dans les faisceaux des pétioles;

3. — lorsque le mouvement d'évacuation des glucides des limbes est arrêté c'est tout d'abord la saccharose qui s'accumule dans cet organe.

3. — Le réducteur que l'on rencontre dans les faisceaux des pétioles n'est pas ou est en mouvement vers la tige. Les deux hypothèses peuvent se soutenir.

En faveur de la première, on peut invoquer la non existence d'un gradient apical-basal de réducteurs dans les faisceaux du pétiole.

(*) Monsieur Roland, Ing. A. I. Gx. Assistant à la station de Phytopathologie de l'Etat, à l'Institut Agronomique de Gembloux, nous a obligeamment fourni les renseignements nécessaires à cette recherche préliminaire.

A l'appui de la seconde hypothèse on peut citer la corrélation entre les fluctuations en réducteurs des limbes et celles des faisceaux (paragr. 2) mais il faut par contre expliquer l'absence de gradient apical basal (paragr. 1).

Pour concilier ces deux résultats qui, à première vue, se contredisent, il faut admettre qu'**au cours du transfert le réducteur se polymérise en saccharose.**

Cette action s'effectuerait assez rapidement, car à l'arrivée dans la tige les faisceaux ne renferment pratiquement plus de réducteurs (tableau XXI).

4. — **Le parenchyme de pétiole est le siège de mouvements transversaux de sucres réducteurs dans le sens parenchyme-faisceaux.**

Ce mouvement est démontré surtout par l'existence d'un gradient positif dans le sens parenchyme-faisceaux.

⁂

Nous avons constaté la présence de saccharose et de réducteurs dans les faisceaux.

Nous posons maintenant la question de l'origine de ces glucides.

Nous avons émis l'hypothèse que les réducteurs des faisceaux, s'ils étaient en mouvement à l'intérieur de ces tissus, se polymériseraient au cours du transfert.

Il nous reste à démontrer qu'expérimentalement les faisceaux possèdent effectivement le pouvoir de polymériser les oses.

## B. — TRANSFORMATION DES GLUCIDES DANS LES TISSUS VASCULAIRES ET PARENCHYMATEUX.

COLIN (1917) (*107*), LEONARD (1939) (*111*) et d'autres ont prouvé que les feuilles de Betteraves détachées de la plante sont capables d'édifier à l'obscurité du saccharose à partir de sucres réducteurs.

Le point intéressant est maintenant de savoir quels tissus sont responsables de cette polymérisation.

Est-ce, comme nous l'avons affirmé, par déduction dans le 5° de ce chapitre, les faisceaux ?

Pour résoudre ces questions, des Betteraves restées fixées au sol sont placées à l'abri de la lumière pendant 2 à 3 semaines afin d'inanitier les feuilles.

Des faisceaux de chaque pétiole, nous faisons deux parts, une est placée dans de l'eau et servira de témoin, l'autre dans du lévulose à 3 %. L'expérience dure 30 heures, elle a lieu à l'obscurité et à 28° C. Nous faisons de même pour le parenchyme.

Les tableaux XXXII et XXXIII indiquent les résultats.

On constate que les sucres pénètrent plus aisément dans les tissus vasculaires que dans le parenchyme et que les transformations y sont également beaucoup plus importantes.

**Les tissus vasculaires possèdent manifestement la faculté de polymériser des réducteurs en saccharose. Le parenchyme du pétiole ne semble pas posséder cette faculté.**

## TABLEAU XXXII.

**Transformation des glucides dans les tissus de la feuille.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 | 1 | 2 | 2-1 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 6-10-45 | | | | | | | | | | | | | | |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Qualification de l'échantillon | Eau | Lév. 3 % | | Eau | Lév. 3 % | | Eau | Lév. 3 % | | Eau | Lév. 3 % | | Eau | Lév. 3 % | |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Faisceaux | Tr. | 2.25 | + 2.25 | — | 1.00 | + 1.00 | — | 0.09 | + 0.09 | — | 0.00 | 0.00 | — | 1.00 | + 1.00 |
| Faisceaux | 0.37 | 2.97 | + 2.60 | 0.26 | 1.52 | + 1.26 | 1.19 | 1.38 | + 0.19 | 0.00 | 0.60 | + 0.60 | 0.26 | 0.92 | + 0.66 |
| Parenchyme | 1.52 | 2.45 | + 0.93 | 1.22 | 2.00 | + 0.78 | 0.29 | 0.42 | + 0.13 | 0.00 | 0.00 | 0.00 | 1.22 | 2.00 | + 0.78 |
| Parenchyme | 1.24 | 2.43 | + 1.19 | 1.19 | 2.30 | + 1.11 | Tr. | 0.11 | + 0.11 | 0.21 | 0.73 | + 0.52 | 0.98 | 1.57 | + 0.59 |

TABLEAU XXXIII.

**Transformation des glucides dans les tissus de la feuille.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 | 1 | 2 | 3 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 4-10-45 | | | | | | | | | | | | | | |
| Bouquet foliaire | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B | B |
| Qualification de l'échantillon | Au départ | Eau | Lév. 3 % | Au départ | Eau | Lév. 3 % | Au départ | Eau | Lév. 3 % | Au départ | Eau | Lév. 3 % | Au départ | Eau | Lév. 3 % |
| Nature des glucides | Totaux | | | Réducteurs | | | Saccharose | | | Lévulose | | | Glucose | | |
| Faisceaux | 1.82 | 0.37 | 2.97 | 0.84 | 0.26 | 1.52 | 0.93 | 0.10 | 1.38 | 0.00 | 0.00 | 0.64 | 0.84 | 0.26 | 0.88 |
| Parenchyme | 2.70 | 1.24 | 2.43 | 2.38 | 1.19 | 2.30 | 0.30 | Tr. | 0.09 | 0.60 | 0.20 | 0.73 | 1.78 | 0.99 | 1.57 |

L'étude des facteurs responsables de cette synthèse est en cours et ne sera pas exposée dans ce travail.

⁂

Nous terminerons l'exposé de nos expériences en montrant que la quantité de saccharose délivré par les feuilles et sa vitesse de transport permettent de justifier le contenu en sucre cristallisable des meilleures variétés de Betteraves sucrières.

## C. — VITESSE DE TRANSLOCATION DES GLUCIDES DANS LE PETIOLE.

Les feuilles possèdent une faible teneur en saccharose.

Selon notre théorie, seul le saccharose est transloqué dans les tiges et les racines.

Peut-on justifier de la teneur en sucre cristallisable de ces organes sans faire intervenir des vitesses de translocation excessives incompatibles avec les données de la littérature actuelle (chapitre premier, 6°).

Nous répondrons à cette question par le calcul.

Soit une Betterave sucrière dont l'ensemble tige et racine atteint en fin de végétation un poids de 900 grammes et un pourcentage en saccharose de 16 %.

La quantité de saccharose accumulée est de :

$$\frac{900 \times 16}{100} = 144 \text{ grammes.}$$

A ce chiffre, il convient d'ajouter :

1 gr. de réducteur (0,1 % du poids frais),

36 gr. de sucres fortement polymérisés (cellulose, etc., 4 % du poids frais),

15 gr. de perte due au métabolisme respiratoire (*).

La quantité de sucre qui a été transloquée dans les organes de réserve est de 144 + 1 + 36 + 15 = 196 grammes.

La translocation a été effectuée à l'intérieur des pétioles.

Quelle est donc la vitesse du mouvement du saccharose dans ces organes?

Une Betterave adulte porte au cours de la végétation environ 60 feuilles. Ces feuilles ne sont pas toutes fonctionnelles en même temps. Soit 15 feuilles en moyenne qui, durant 120 jours, délivrent du saccharose à leur racine.

Si la longueur du pétiole est d'environ 20 cm., le volume des faisceaux libéro-ligneux d'un pétiole est de 20 × 0,070 = 1,4 cm³. La teneur en

(*) Pour obtenir ce chiffre, nous nous sommes basés sur les données que Messieurs les Docteurs Jean de Roubaix et Octave Lazar nous ont obligeamment communiquées.

saccharose du tissu vasculaire est de 4 % en moyenne. La masse de saccharose enfermé dans ces tissus est de :

$$\frac{1,4 \times 4}{100} = 0,056 \text{ gr.}$$

C'est-à-dire que le pétiole doit se vider complètement $\frac{196}{15 \times 0,056} =$ 233 fois, et les sucres parcourir un trajet de 233 × 20 cm. = 46,60 mètres en 120 jours.

La vitesse horaire de déplacement des sucres dans le pétiole, en admettant que tout le faisceau prenne part au transport, est de $\frac{4660}{24 \times 120} =$ 1,5 cm./heure.

Il est vraisemblable que les glucides ne se meuvent pas dans le bois et le liber, mais seulement dans le liber et même dans les tubes criblés.

Le volume des conduits diminuerait ainsi fortement mais il est logique d'admettre que le pourcentage en sucre dans ceux-ci augmenterait.

En fait, nous sommes toujours dans l'ordre de grandeur des vitesses de déplacement des substances organiques dans le liber telles que nous les avons relevées au 6° du chapitre premier.

⁂

Dans ce chapitre et les chapitres qui précèdent, nous avons réuni les données suffisantes pour pouvoir proposer une nouvelle théorie de la saccharogénie de la Betterave. Ce point final de notre travail fera l'objet de la discussion générale.

## CHAPITRE VI.

## DISCUSSION GENERALE.

Nous n'envisagerons pas dans cette discussion chacun des résultats obtenus dans les diverses séries d'expériences relatées.

Nous renvoyons le lecteur aux considérations émises à ce propos en fin de chaque chapitre, partie de chapitre ou paragraphe.

Il nous reste maintenant, en nous basant sur les données acquises, à formuler notre théorie de la saccharogénie :

**Dans la Betterave, les glucides élaborés dans les parenchymes chlorophylliens sont transportés sous forme de réducteurs jusqu'aux tissus conducteurs de la feuille.**

**Ils se polymérisent en saccharose au sein du liber et le saccharose est transloqué tel quel vers la tige et la racine.**

Nous proposons cette théorie de la saccharogénie en nous basant sur les conclusions générales que l'on peut tirer de notre travail :

1. — Les glucides élaborés dans les feuilles de la Betterave sont transloqués vers la tige et la racine à l'intérieur des faisceaux libéro-ligneux des pétioles sous forme de saccharose.

2. — Du saccharose prend naissance dans les tissus libériens du pétiole grâce à une polymérisation de réducteurs provenant du parenchyme chlorophyllien voisin.

Selon la théorie classique de COLIN, H. (1917) (*107*), le saccharose mis en réserve dans la tige et la racine de Betterave proviendrait d'une polymérisation de réducteurs. Mais cette polymérisation aurait lieu à l'entrée de la tige, donc le transport des glucides des feuilles dans la tige s'effectuerait sous forme de réducteurs.

Nous avons fait la critique de cette théorie (chapitre II, 2°), nous n'y reviendrons plus. Le plus grave reproche que l'on puisse faire à COLIN, c'est de ne pas avoir placé le problème dans son vrai cadre qui est celui de la translocation.

Il s'agit, en effet, de connaître en premier lieu, exactement la nature et la quantité de glucides qui migrent du limbe vers la tige à l'intérieur des pétioles.

Tout le pétiole ne peut être considéré comme canal du transport ; seuls les faisceaux libéro-ligneux participent activement à la translocation des glucides des limbes vers la tige (chapitre V, 1° et 2°).

Ces tissus renferment à la fois du saccharose et des réducteurs (chapitre IV, 3°), mais le saccharose est nettement plus abondant que les réducteurs.

Le saccharose est indiscutablement en mouvement vers les organes d'accumulation (chapitre V, 1°, 2° et 3°) et ce mouvement a lieu selon toute vraisemblance dans le liber et non dans le bois (chapitre premier, 1°).

La même affirmation ne peut être portée à propos des réducteurs des faisceaux du pétiole.

En nous basant sur le résultat de nos expériences, on peut admettre que le réducteur ne participe pas au mouvement du flot glucidique vers la tige Dans ce cas, il ne serait pas localisé dans les éléments conducteurs du phloème.

Mais on peut aussi (chapitre V, 1°, 2° et 3°) admettre qu'il est transporté et polymérisé rapidement dans les éléments conducteurs du liber au cours du transfert avant d'atteindre la tige puisque les faisceaux de cet organe sont pratiquement dépourvus de réducteurs.

En tous cas, le réducteur des faisceaux du pétiole ne peut provenir d'une hydrolyse du saccharose à l'intérieur des tissus vasculaires. La teneur en invertase des pétioles est faible, pratiquement nulle vers la base (chapitre II, 2°). De plus, le pH alcalin des tissus libériens ne cadre guère avec la notion classique d'hydrolyse diastasique (chapitre premier, 3°).

Le réducteur des faisceaux du pétiole provient du parenchyme chlorophyllien voisin. On a, en effet, relevé un gradient latéral positif de réducteur dans ces tissus selon le sens parenchyme-faisceaux (chapitre V, 1°).

Or le réducteur ne s'accumule pas dans les faisceaux quoiqu'il s'en édifie continuellement par photosynthèse dans le parenchyme (chapitre IV, 3°) et, d'autre part, il n'est pas transloqué tel quel jusqu'à la tige.

Force nous est d'accepter que les réducteurs du parenchyme chlorophyllien du pétiole se polymérisent en saccharose soit à leur entrée dans le liber, soit aussitôt après.

Le raisonnement que nous venons de tenir à propos de l'origine du saccharose dans les faisceaux des pétioles vaut-il pour le limbe ?

En d'autres termes, tout le saccharose des faisceaux du pétiole provient-il d'une polymérisation à l'intérieur du liber de réducteurs édifiés dans les cellules chlorophylliennes parenchymateuses de la feuille, comme notre théorie le propose ?

Nous ne pouvons répondre avec certitude à ces questions en nous basant sur les expériences décrites dans ce travail. Car nous venons de démontrer que, logiquement, au sein des faisceaux, doit se réaliser la polymérisation des réducteurs en saccharose. De plus, expérimentalement, nous avons prouvé que les faisceaux du pétiole, et non le parenchyme, sont capables de réaliser cette synthèse (chapitre V, 8°).

Cependant nous ne savons pas si les faisceaux du limbe peuvent être en toute rigueur mis sur le même pied que ceux du pétiole, c'est-à-dire sont capables de se polymériser de réducteurs en saccharose. D'autre part, il n'est pas prouvé que le parenchyme des limbes est, comme celui des pétioles, dépourvu de cette propriété (chapitre V, 3°).

Quant aux traces de réducteur de la tige et de la racine, elles proviendraient, selon nous, d'une diffusion à partir du parenchyme du pétiole.

En ce qui concerne la première partie de notre travail sur la saccharogénie de la Betterave, à savoir la nature des glucides transloqués dans le pétiole et la tige, nos résultats concordent avec ceux obtenus par MASON, T.-C. et MASKELL, E.-S. et PHYLLIS, E. (1928) (*17, 18*), (1937) (*11*) sur le Coton.

Ces auteurs ont, en effet, établi que c'est sous forme de saccharose que les glucides élaborés dans les feuilles migrent dans les pétioles et la tige du Coton.

Quant à la seconde partie de notre recherche, à savoir l'origine du saccharose des faisceaux, il n'y a plus concordance entre leurs travaux et le nôtre; tout au moins leurs récents travaux .

En effet, en 1928, ces auteurs suggéraient : « the export of sugar from mesophyll to phloem took place as reducing sugars, and that in the phloem condensation to sucrose occurred » (*18*) (p. 586).

Mais en 1933, les mêmes auteurs (*83*) réexaminent le problème. Ils concluent leur nouvelle étude d'une tout autre façon qu'en 1928 : « Of the four sugars believed to be present in the leaf, glucose, fructose, sucrose and the polyglucoside, only one sucrose is concerned with transport across the mesophyll and is mainly responsable for movement throughout the sieve tube system... »

Il n'est plus question de l'origine du saccharose, mais simplement de la translocation de ce sucre depuis la cellule chlorophyllienne jusque dans les tubes criblés.

Il semble bien que ces auteurs ont abandonné l'idée d'une polymérisation d'oses au sein du liber.

En fait, à l'heure actuelle, on sait peu de choses sur les facteurs responsables de l'apparition du saccharose dans les cellules végétales.

L'action de l'invertase seule comme biocatalyseur de cette polymérisation n'est plus acceptable aujourd'hui (chapitre II, 2°).

Il nous faut admettre que d'autres processus biochimiques sont à la base de cette importante réaction.

Nous devrons donc, à l'échelle cellulaire cette fois, déterminer quels sont les agents de cette réaction au niveau du phloème.

Il y aura lieu ensuite de vérifier si le parenchyme foliaire est capable de donner naissance à du saccharose par les mêmes processus ou par des processus différents de ceux se déroulant dans les tissus libériens du pétiole.

## RESUME.

1. — Dans le but de déterminer l'origine du saccharose mis en réserve dans la tige et la racine de Betterave, nous étudions la répartition et la translocation des glucides dans les différents membres et tissus de cette plante.

2. — Les dosages ont porté sur les trois glucides qui, présents dans les limbes, sont susceptibles d'être transloqués comme tels vers la racine, à savoir le glucose, le lévulose et le saccharose (chapitre III, 2°).

3. — La répartition du glucose, lévulose et saccharose dans les divers membres et parties de membres de Betteraves sucrières adultes est résumée dans le diagramme de la fig. 19 (p. 101).

4. — Grâce à la mise au point d'une technique originale, nous avons pu séparer les tissus conducteurs (faisceaux libéro-ligneux) des tissus conjonctifs (parenchyme) des pétioles (chapitre IV, B). La teneur en saccharose des tissus conducteurs du pétiole est beaucoup plus considérable que celle du parenchyme (tableau XIV, p. 54).

   Par contre, le parenchyme est plus riche que les faisceaux en glucose et lévulose. Le lévulose est le plus souvent absent des tissus vasculaires.

5. — Dans la tige, à l'instar de ce qui existe dans les pétioles, le saccharose est surtout concentré dans la région périphérique bourrée d'éléments vasculaires et non dans la moëlle.

6. — Le fait que le saccharose est surtout concentré dans les éléments vasculaires de la tige et des pétioles permet d'expliquer la variation importante du pourcentage en saccharose des deux organes (fig. **24**). Il est dû à une forte différence de densité des faisceaux entre la base du pétiole et la portion externe de la tige (tableau XIII), ce qui se comprend aisément si on tient compte du nombre de feuilles que porte la tige (60 environ au cours de la saison) et de l'étroitesse des entrenœuds (fig. **20** et **22**).

7. — Dans les pétioles, seuls les faisceaux participent activement au mouvement de transfert des glucides des limbes vers la tige. Les glucides du parenchyme pétiolaire ne prennent pas part à cette translocation si ce n'est par un phénomène lent de diffusion (chapitre V, 1°, 2° et 3°).

8. — Dans les faisceaux, le saccharose seul est en mouvement vers la tige (chapitre V, 4°). Le réducteur des faisceaux n'est pas en mouvement vers la tige ou se polymérise rapidement durant le transfert en saccharose (chapitre V, 4°).

9. — Le réducteur des faisceaux du pétiole ne provient pas d'une hydrolyse de saccharose à l'intérieur de ce tissu. Il provient des tissus parenchymateux chlorophylliens voisins (chapitre V, 1°, 4°).

10. — Le réducteur des tissus parenchymateux chlorophylliens du pétiole se polymérise en saccharose au sein du liber. Cette action est prouvée expérimentalement. Le parenchyme pétiolaire ne semble pas doué de ce pouvoir polymérisateur (chapitre V, B).

11. — Nos expériences nous amènent à formuler une nouvelle théorie de la saccharogénie de la Betterave (p. 27).

Il nous est particulièrement agréable, en terminant, de signaler les personnalités et les Institutions qui nous ont apporté une aide effective au cours de cette recherche. Nos remerciements s'adressent spécialement à Monsieur le Professeur Bouillenne, à Madame Bouillenne-Walrand, à Monsieur le Dr P. Prévot, et au personnel de l'Institut et du Jardin Botanique de l'Université de Liège, à Messieurs les Dr Baerts, de Roubaix et O. Lazar, de la Raffinerie Tirlemontoise; à Monsieur Decoux, Directeur de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave; à la Société Technique et Chimique de Sucrerie de Belgique et au Fonds National de la Recherche Scientifique qui a largement subsidié cette étude.

Laboratoire de Biologie des Plantes Industrielles et Coloniales.
Institut Botanique de l'Université de Liège.

## INDEX BIBLIOGRAPHIQUE


1. CURTIS, O.-T., 1935, 273 p., New-York.
2. MALPIGHI, M., 1675. — Anatome plantarum.
3. HALES Sc, 1727. — Vegetables staties or an account of some statical experiments on the sap in vegetables, 376 p.
4. DUHAMEL du MONCEAU, 1758, Paris. — La physique des arbres.
5. KNIGHT, T.-A., 1801. — Roy. Soc. Sand. Phil. Trans, 91, pp. 333-353.
6. HARTIG Th., 1837 — Jahresber. Fortsch. Forstwissensch. und Forsth. Naturkunde, 1, pp. 125-168.
7. MOLH, H. von, 1855. — Bot. Zeitung, 15, pp. 873-881, 889-897.
8. CRAFTS, A.-S, 1939. — Bot. Review, 15 (9), pp. 471-504.
9. CRAFTS, A.-S., 1938. — Plant Phys., 13, pp.791-814.
10. HUBER Br., 1937 — Protplasme, 29, pp. 132-148.
11. MASON, T.-C. et PHILLIS, E., 1937. — Bot. Review, 3, pp. 47-71
12. HANSTEIN, J., 1860 — Jahrb. wiss. Bot., 2, pp. 392-467.
13. WEEVERS, Th., 1928 — Rec. Trav. Bot. Néerlandais, 25*a*, pp. 461-474.
14. QUANJER H.-F. Tiré de SMITH. — Recent advances in the study of plants viruses. p. 40.
15. ESAU, K., 1933. — Phytopath., 23, pp. 679-712.
16. SCHNEIDER-ORELLI, O., 1909. — Apfelblättern Zentralbl. Bakt., 2 Ab., XXIV, pp. 158-181.
17. MASON, T. C. et MASKELL, E.-J., 1928. — An. of Bot., 42, pp. 189-253.
18. Idem 1928. — An. of Bot., 42, pp. 571-636.
19. Idem 1929. — An. of Bot. 43, pp 206-231.
20. BOUILLEINE, Ray., 1945. — Phytobiologie, 769 p., Paris, Liége.
21. MASON, T. C. et MASKELL, E.-J., 1930. — An. of Bot., 44, pp. 1-29.
22. Idem 1930. — An. of Bot., 44, pp. 233-267.
23. Idem 1930. — An. of Bot., 44, pp. 657-688.
24. Idem 1931. — An. of Bot., 45, pp. 125-173.
25. BIRCH-HIRSCHFELD, 1919-1920. — Jahrb. wiss. Bot., 59, pp. 171-262.
26. DIXON H, 1922. — Nature, 100, pp. 547-551.
27. DIXON, H. et BALL, N.-C., 1922, 109, pp. 236-237.
28. MAC DOUGAL D.-T., 1925. — Carneg. Inst. Wash. Publ., 365, pp. 1-90.
29. MAC DOUGAL, D.-T., 1926. — Carneg. Inst. Wash. Publ., 373, p. 125.
30. CURTIS, O.-T., 1925. — An. of Bot., 39, pp. 573-585.
31. HARTIG, Th., 1858. — Bot. Zeit., 16, pp. 328-335 et 338-342.
32. CURTIS, O.-T., 1920. — Am Journ. of Bot., 7, pp. 101-124.
33. CURTIS, O.-T., 1920. — Am. Journ. of Bot., 7, pp 286-295.
34. LECLERC DU SABLON, 1906. — Rev. Gen. Bot, 16 pp. 345-368; 18, pp. 5-25 et 82-96.
35. ATKINS, W., 1916. — Some recent researches in plant physiolog., 3287, Londres.
36. MANGHAM, S., 1922 — Nature, 109, pp. 476-477.
37. *MANGHAM*, 1919-1911. — Sci. Prog., V. pp. 256-285 et 457-479.
38. MANGHAM, S., 1917. — An of Bot., 31, pp. 293-311.
39. NAGELI, C.-W., 1858. — Beiträge zur Wissensch. Botanik Heft, 1, pp. 1-156.
40. NAGELI, C.-W., 1861. — Sitzber. Bayerisch Akad. Wiss., 1, pp. 212-238.
41. NAGELI, C.-W., 1863. — Bot. Mitt., 1, pp. 1-27.
42. de BARY A., 1877. — Vergleichende Anatomie der Phanerorgane und Farne, Berlin.
43. HANSTEIN, J., 1864. — Die Milchsaftgefässe und die verwanten Organe des Rinde, 97 p. — Berlin.
44. WIHLEM, R., 1860 — Beitrage zur Kenntnis des Siebröhrenapparates dicotyler Pflanzen, 90 p. — Leipzig.
45. DE JANCZEWSKI, E., 1882. — An. des Sc. Nat. 6me série botanique, t. 14, pp. 50-106.
46. RUSSOW, M., 1882. — An. des Sc Nat. 6me série botanique, t. 14, pp. 107-215.
47. FISCHER, A., 1885. — Ber. Deut. Bot. Ges., 3, pp 230-239.
48. LECOMTE, H., 1889. — An. des Sc Nat. Bot., 10, pp. 193-324.
49. KUHLA, Fr., 1900. — Bot Zeitung, 58, pp. 29-58.
50. STRASSBURGER, E., 1901 — Jahrb. wiss. Bot., 36, pp. 493-610.
51. PERROT, E., 1899. — Le tissu criblé, Paris.
52. HILL, A., 1908. — An. of Bot., vol. XXII, n° 86, pp 245-290.
53. CRAFTS, A.-S., 1931. — Plant Physiology, 6, pp. 1-42.
54. Id. 1932. — Plant Physiology, 7, pp. 183-225.
55. Id. 1933. — Plant Phyciology, 8, pp. 81-104.
56. Id. 1934. — Bot. Gaz, 95, pp. 592-608.
57. Id. 1936. — Plant Physiology, 11, pp. 63-79.
58. Id. 1939. — Am. Journ. of Bot., 26, pp. 172-177.
59. HUBERT, Br., 1932. — Ber. Deut. Bot. Ges., 50, pp. 89-109.

60. HUBERT, Br. et ROUSCHAL, E., 1938. — Ber. Deut Bot. Ges., 36, pp. 380-391.
61. ESAU, K., 1934. — Am. Journ. of Bot., 21, pp. 632-644.
62. Id. 1935. — Hilgardia, 9, pp. 397-436.
63. Id. 1936. — Hilgardia, 10, pp. 431-476.
64. Id. 1938 — Hilgardia, 11, pp. 343-434.
65. Id. 1939 — Bot. review, vol. V, 7, pp. 373-432.
66. ABBE, L. et CRAFTS, A.-S., 1939. — Bot Gaz, vol. 100, 4, pp. 595-722.
67. PHILLIS, E. et MASON, T.-C., 1936. — An. of Bot., 50, pp. 679-697.
68. MANGIN, L., 1882, d'après Langeron H., Microscopie, Paris 1921.
69. MOOSE, C., 1938. — Plant Phys., 13 (2), pp. 365-380.
70. LEONARD, 1939. — Plant Phys., 14, 1, pp. 55-74.
71. CURTIS, O.-T., 1923. — Am. Journ. of Bot., 10, pp. 361-382.
72. CURTIS, O.-T., 1937. — Proc. Ann. Soc. Hort. Sci., 34, p. 222-223.
73. MASON, T.-C., MASKELL, E.-S et PHYLLIS, E., 1936. — An. of Bot., 4, pp. 23-59.
74. MASON, T.-C. et MASKELL, E.-S., 1936. — An of Bot., 4 pp. 161-175.
75. FISCHER, H., 1936. — Zeitsch. Bot., 30. pp. 440-488.
76. GUSTAFSON, E.-C. et DARKEN, Majorie, 1937. — Am. Journ. of Bot., 9, pp. 615-621.
77. BIDDULPH, O., 1939. — Science, 89. 1313, pp 392-394.
78. BIDDULPH, O., 1941. — Am. Journ. of Bot., 13, 8, pp 528-532.
79. PALMQUIST, 1938. — Am. Journ. of Bot., 25, n° 2, pp. 97-106.
80. PALMQUIST, E. 1939. — Am Journ. of Bot., n° 8, pp. 665-667.
81. SCHUMACKER, W., 1933. — Jahrb. Wiss. Bot., 77, pp. 685-732.
82. PHYLLIS, E. et MASON, T.-C., 1940. — An. of Bot., vol. IV, n° 15, pp. 635-645.
83. PHYLLIS, E. et MASON, T.-C., 1933. — An. of Bot., 47, pp 585-634.
84. MASON, T.-C. et LEWIN, C.-J., 1926. — Roy. Dublin Soc. Sci. Proc., 18, pp. 203-205.
85. CURTIS, O.-T., 1929. — Am Journ. of Bot., 16, pp. 154-168.
86. DELEANO, N., 1911. — Jahr. f. Wiss. Bot., 49, pp. 129-186.
87. STANESCU, P., 1933. — Soc. Biol. Bucarest C. R., 112, p. 1502.
88 CURTIS O.-T. et HARTIG, 1936. — Am. Journ. of Bot., 13, 8. pp. 528-532.
89. CURTIS, O.-T., 1929. — Am. Journ. of Bot., 16, pp. 154-168.
90. MASON, T.-C. et PHYLLIS, 1936. — An. of Bot., 50, pp. 455-500.
91. VAN DEN HONERT, Th., 1932 — Kon. Akad. Wet. Amst. Proc. Sect. Sci., 35, p. 2.
92 MANGHAM, S., 1917. — An. of Bot., 31, pp 293-311.
93. MUNCH, E., 1930. — Die Stoffbewungen in der Pflanze Iena, 234 p.
94. PFEIFFER, M., 1937. — Flora, 32, 1, pp. 1-47.
95 COOIL, B., 1941. — Plant Phys., 16, 1, pp. 61-84.
96. SMALL, J., 1939. — New Phyt., vol. 38, 2, pp. 176-177.
97. PREVOT, P. et STEWARD, F.-C., 1936 — Plant Phys., 11, pp. 509-534.
98. STEWARDD, F.-C., PREVOT, P. et HARRISON, S.-A. 1942. — Plant. Phys., 17, pp. 411-421.
99. DE VRIES, H., 1878. — Neue Zeitsch. f. Rubenzucker.
100. GIRARD, A., 1883. — C. R. Ac. Sciences, t. 97, p. 1305.
1884. — C. R Ac. Sciences, t. 99, p. 806.
101. STEPHANI, W., Kuhn. — Arch., I, pp. 107-182.
102. ROBERTSON, R.-A., IRVINE, J. et DOBSON, M., 1909. — Bioch. Journ., 4, pp. 258-273.
103. RUHLAND, W., 1912. — Jahrb. Wiss. Bot., 50, pp. 200-257.
104. LINDET, M., 1900. — Ann. Agron., 26, pp. 103-113.
105. STRAKOSCH, S., 1907. — Sitzber Kais. Akad. Wiss. Wien, 116, pp. 885-889.
106. PEKLO, J., 1908. — Oest. Ung. Zeit. Zuckind., 37, p. 153.
107. COLIN, H., 1916. — Rev. Gén. Bot., t. 28, pp. 289, 321, 368.
1917 — Rev. Gén. Bot., t. 29, pp. 21, 56, 89, 113.
108. TOTTINGHAM, W., LEPROVSKY, S., SCHULZ, E.-R. et LINK, K.-P., 1926. — Journ. Agr. Res., 33, pp. 59-76, 1926.
109. WATSON, D.-J. et BAPTISTE, C.-D., 1938. — An. of. Bot., vol. II, n° 6, p.
110. WATSON, D.-J. et SELMAN, I.-W., 1938. — An. of Bot., vol, II, n° 8, p.
111. LEONARD, A., 1939. — Plant Phys., vol. 14, n° 1, pp 55-74.
112. Biologie de la Betterave. — Publication de l'Institut des Recherches Scientifiques de l'Industrie sucrière soviétique de l'Ukraine (Russie), 1940.
113. WILLAM, A., 1939. — Sucrerie Belge, LVIII/4. 1-20.
114 WILLAM, A., 1941. — Bul. Soc. Roy. Sc. Liége, n° 12, pp. 375-378.
115. BOUILLENNE, R., de ROUBAIX, J. et LAZAR O., 1942. — Bull. Soc. Roy. Sc. Liége, n° 12.
116. LAZAR, O., 1945. — Sucrerie Belge, n°s 2 et 3, pp. 39-48.
117. BOUILLENNE, R., KRONACKER, P. et J. de ROUBAIX, 1940. — Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave, n° 3, pp. 87-162.
118. J. de ROUBAIX, 1941. — Sucrerie Belge, n°s 13 à 18, pp. 38-45; n°s 19 à 24, pp. 59-74.
119. WOHRYZEK, 1931. — Chimie de l'Industrie du Sucre, Paris.
120. BOUILLENNE, M. et BOUILLENNE, R., 1933. — Bul. Acad. Roy. Sc Belgique, pp. 849-866.

*121.* BOUILLENNE, M et BOUILLENNE, R., 1935. — Bul. Acad. Roy. Sc., Belgique, pp. 642-658.
*122.* GRAVIS, A., 1943. — Mémoire, n° 3, janvier 1943. Lejeunia, Liége.
*123.* MUNSON, L.-S. et WALKER, P.-H., 1906. — Journ Am. Chem. Soc, 28, pp. 663-686.
*124.* JACKSON, R.-F. et MATHEWS, J.-A. — Bur. of St. Journ. of Research, 8, pp. 403-444.
*125.* ARTSCHWAGER, E., 1926. — Journ. of Agr. Res., 33, pp. 143-156.
*126.* FRON, 1889. — An. Sc. Bot., 9, pp. 157-240.
*127.* ROLAND, G., 1936. — Pub. Inst. Belge Am. Bett, Tirlemont, n° 2,
*128.* ROLAND, G., 1938. — An. de l'Inst. Ag Gembloux, janvier 1938

RESUME. — **La translocation des glucides et l'origine du saccharose dans la betterave**

par A. WILLAM.

Dans la Betterave, les glucides élaborés dans les parenchymes chlorophylliens sont transloqués sous forme de réducteurs jusqu'aux tissus vasculaires de la feuille

Les sucres réducteurs se polymérisent en saccharose au sein du liber. Le saccharose est transporté tel quel vers la tige et la racine, où il s'accumule.

Cette théorie de la saccharogénie, que nous proposons, repose sur l'étude de répartition et de la translocation du glucose lévulose et saccharose, non seulement dans les divers membres et parties de membres des Betteraves sucrières et fourragères, mais aussi et surtout dans les divers tissus de cette plante.

SAMENVATTING. — **De translocatie der gluciden en de oorsprong der saccharose in de Beet**

door A. WILLAM.

In de beet, worden de gluciden, gevormd in de bladgroenbevattende eelweefsels, overgebracht naar de vaatweefsels van het blad onder vorm van reductors.

De reductieve suikers herleiden zich tot saccharose in de liber. De saccharose wordt onder die vorm, overgebracht naar de stengel en de wortel, alwaar ze zich ophoopt.

De theorie, over het ontstaan der saccharose, welke we hier vooruitzetten, berust op de studie van de verdeeling en de translocatie van glucose, lévulose en sacchorase niet alleen in de verschillende leden en gedeelten van leden der suiker- en voederbeeten, maar ook en vooral in de verschillende weefsels dezer planten.

SUMMARY. — **The translocation of sugars and the origin of sucrose in the Beet**

by A. WILLAM.

In the Beet, the sugars elaborated in the chlorophyllian parenchyma are translocated in the form of reducing sugars towards the vascular tissues of the leave.

The reducing sugars are polymerised into sucrose in the phloem-sucrose is translocated, such as it is, towards the stem and the root where it accumulates.

This proposed theory of saccharogeny is based on the study of the distribution and the translocation of glucose, fructose and sucrose, not only in the various parts of sugar and fodder beets, but also and mainly in the various tissues of that plant.

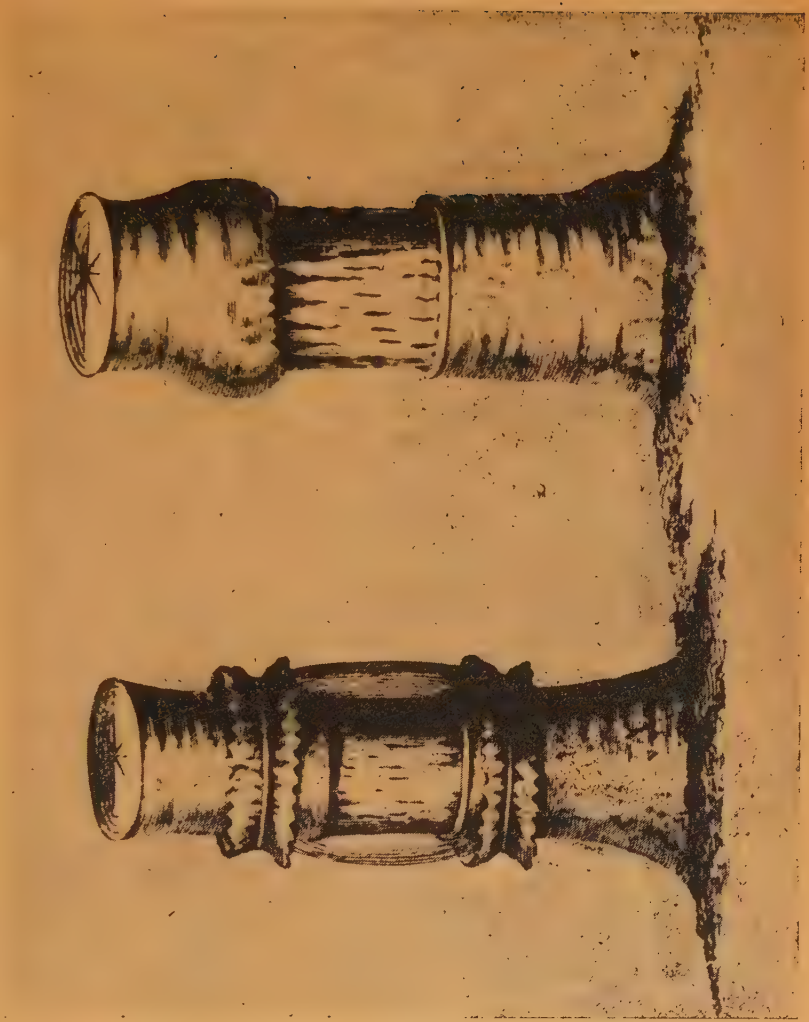


Fig. 1. — Expérience d'annellation réalisée par DUHAMEL DU MONCEAU (1758) (4).

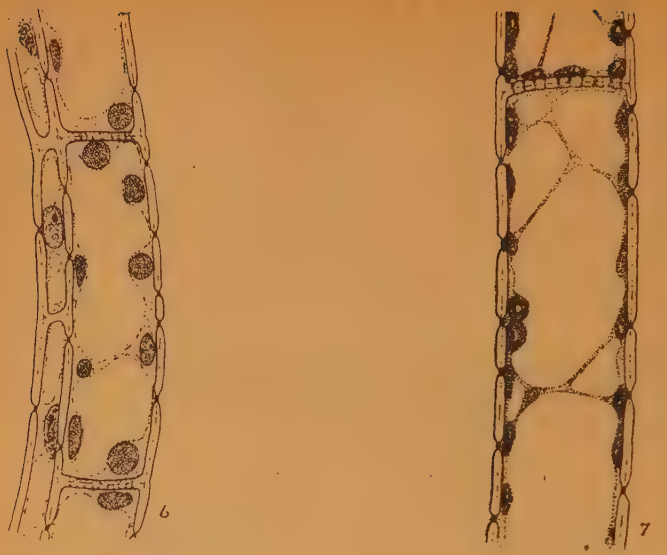



Fig. 2 et 3. — Tube criblé jeune de Cucurbita. — CRAFTS A. S. (1932) (54).

Fig. 4. Développement des « systèmes glaireux » dans le tube criblé de Cucurbita CRAFTS (1932) (54).

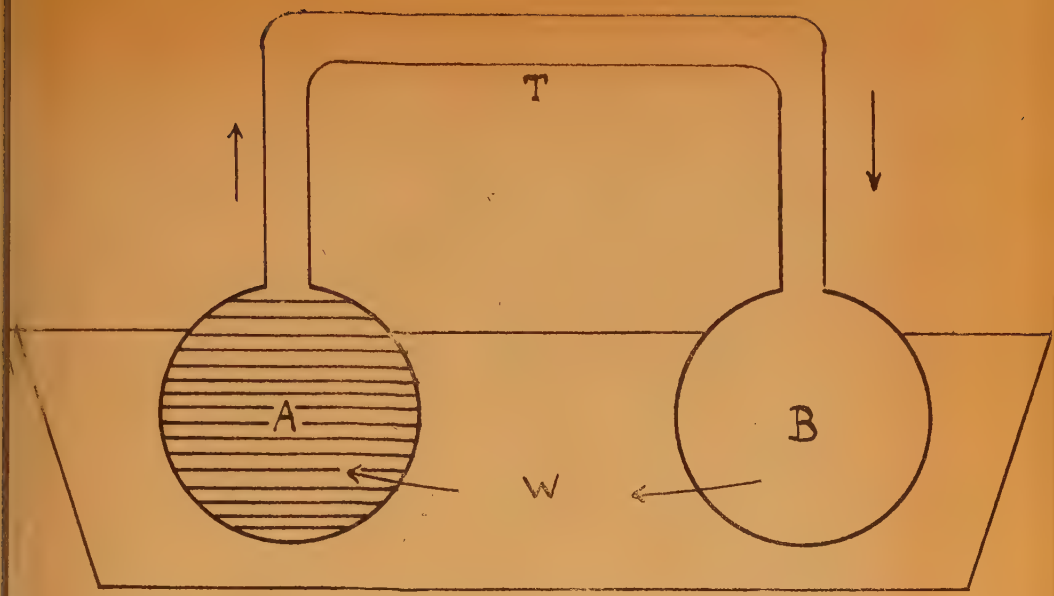



Fig. 5. — Schéma indiquant le principe de la théorie de MUNCH (1930) (93).

Fig 6. — Schéma du transport dans le cas où il n'y a ni absorption d'eau, ni transpiration de la plante.
S = tube criblé; C = cambium; T = xylène; Z = cellules renfermant des sucres; B = parenchyme foliaire.
Fig. 7. — Schéma du transport dans un arbre dont les feuilles ont été enlevées.
W = racine.
Fig. 8. — Schéma du transport dans une plante qui photosynthétise, transpire et absorbe de l'eau

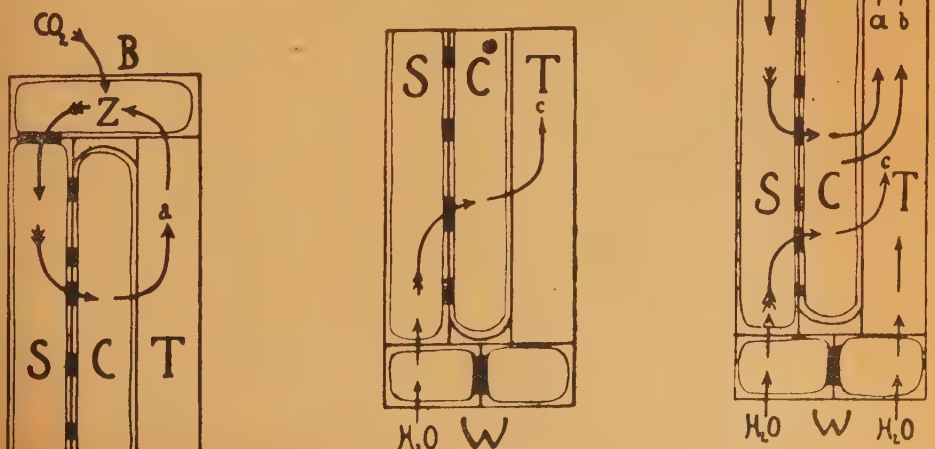



Fig. 6, 7, 8. — Représentations schématiques du système de MUNCH (1930) (93)

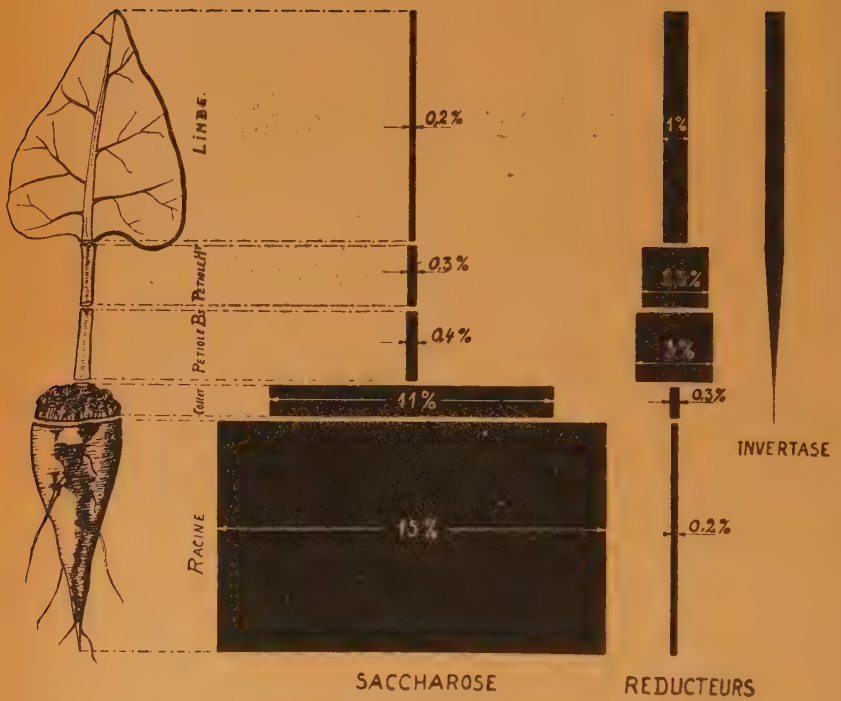



Fig. 9. — Répartition des glucides dans la Betterave sucrière adulte. Diagramme réalisé par l'auteur d'après les données de COLIN, H. (1916) (107).

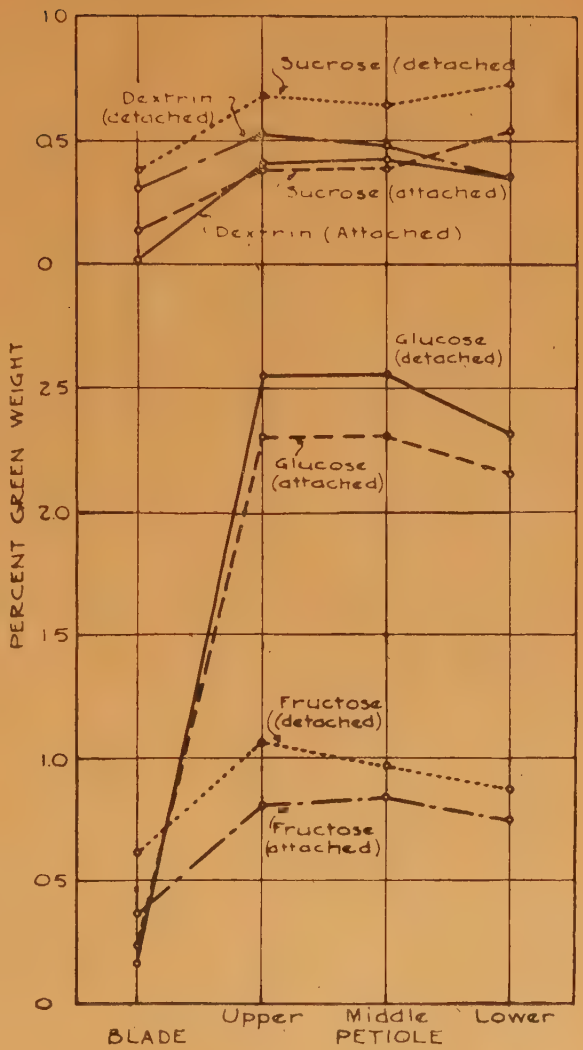



Fig. 10. — Variations comparées de la teneur en sucres de feuilles détachées placées à la lumière durant 11 h. et de feuilles en place. LEONARD (1939) (111).

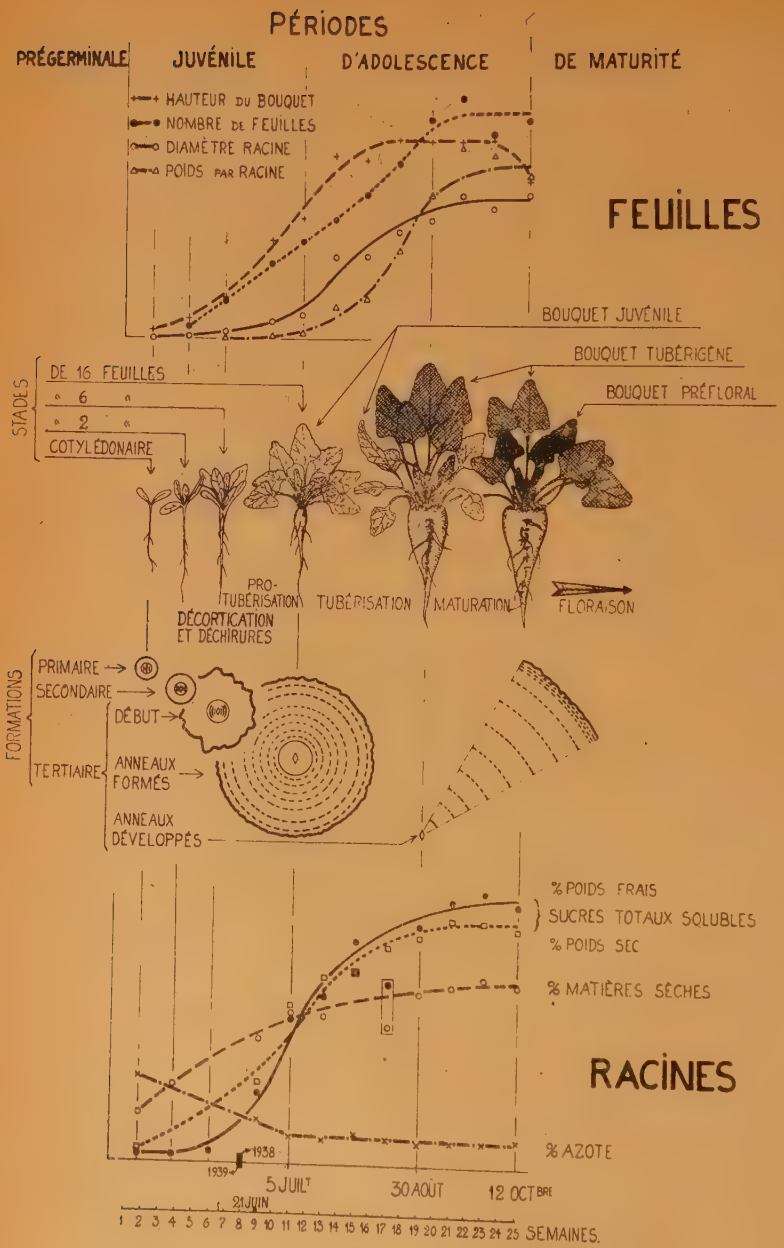



Fig. 11. — Tableau résumant les étapes du cycle végétatif de la Betterave sucrière. BOUILLENNE, R., KRONACKER, P. et J. de ROUBAIX (1940) (117) (tableau tiré de Phytobiologie de R. BOUILLENNE, 1945, 20).

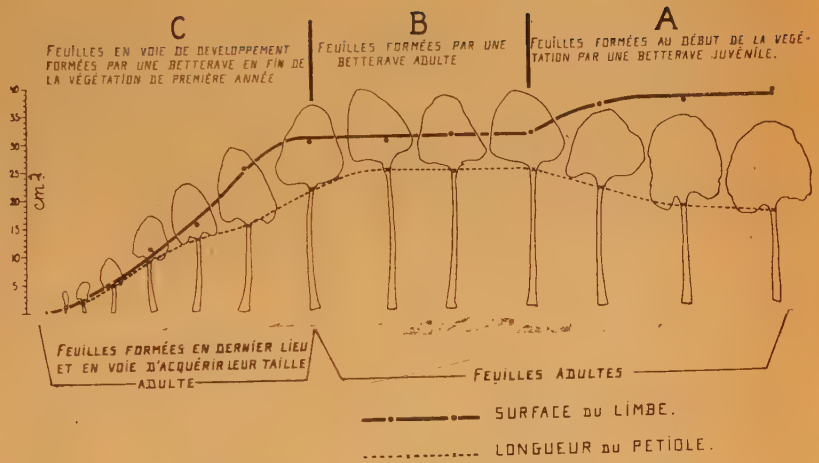



Fig. 12. — Diagramme récapitulatif des caractéristiques des feuilles de la Betterave Klein-Wanzleben N. R. BOUILLENNE, P.-G. KRONACKER, J. DE ROUBAIX (1940) (1940) (117).

Fig. 13. — Tige de Betterave durant la période végétative (Hilleshög).

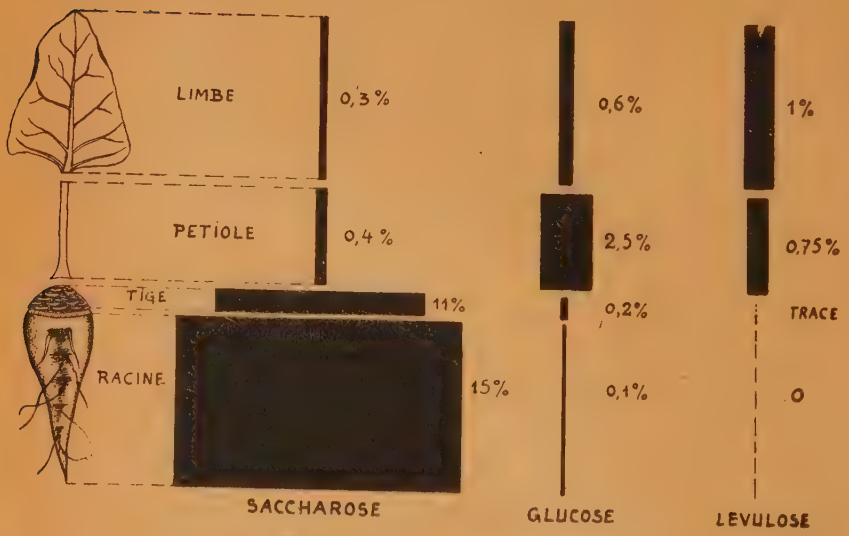



Fig. 14. —
Répartition des glucides dans les divers membres de la Betterave adulte.

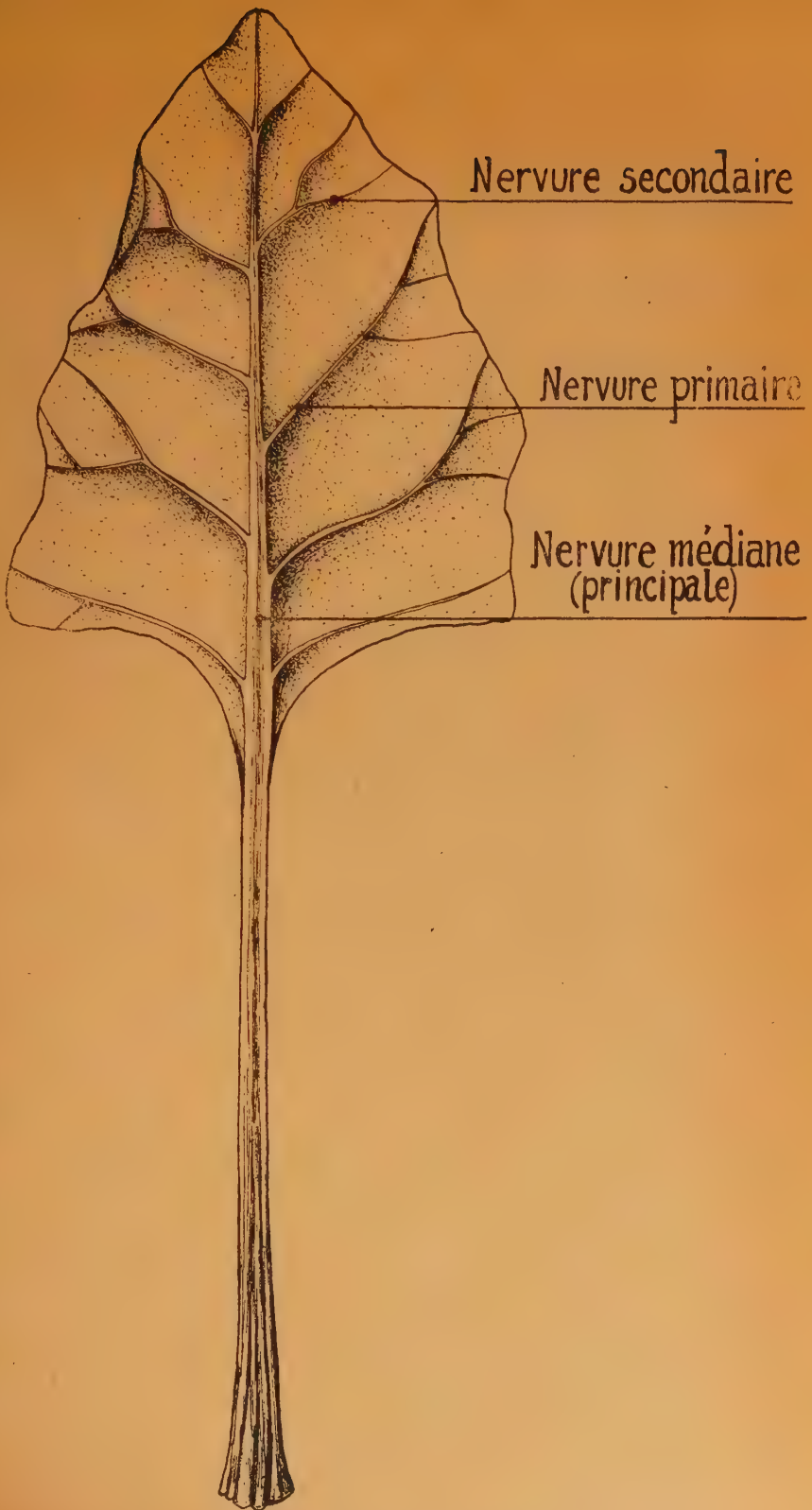



Fig 15. — Schéma indiquant la nervation de feuilles de Betterave (bouquet foliaire B) Hilleshög.

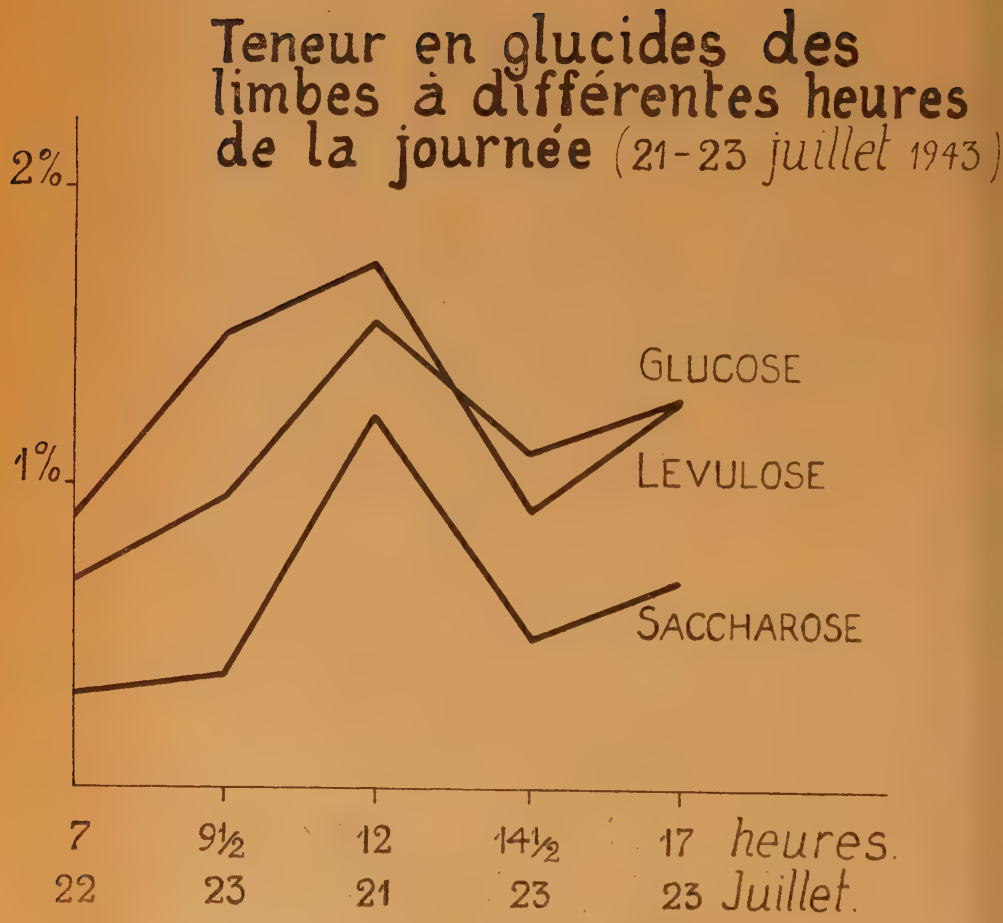

Teneur en glucides des limbes à différentes heures de la journée (21-23 juillet 1943)
2%
1%
GLUCOSE
LEVULOSE
SACCHAROSE
7 9½ 12 14½ 17 heures.
22 23 21 23 23 Juillet.

Fig. 16.

fig. 17.
Betterave de 16 feuilles. On constate l'élargissement de la base des pétioles.
A. Portion supérieure des pétioles.
B. Portion inférieure des pétioles.

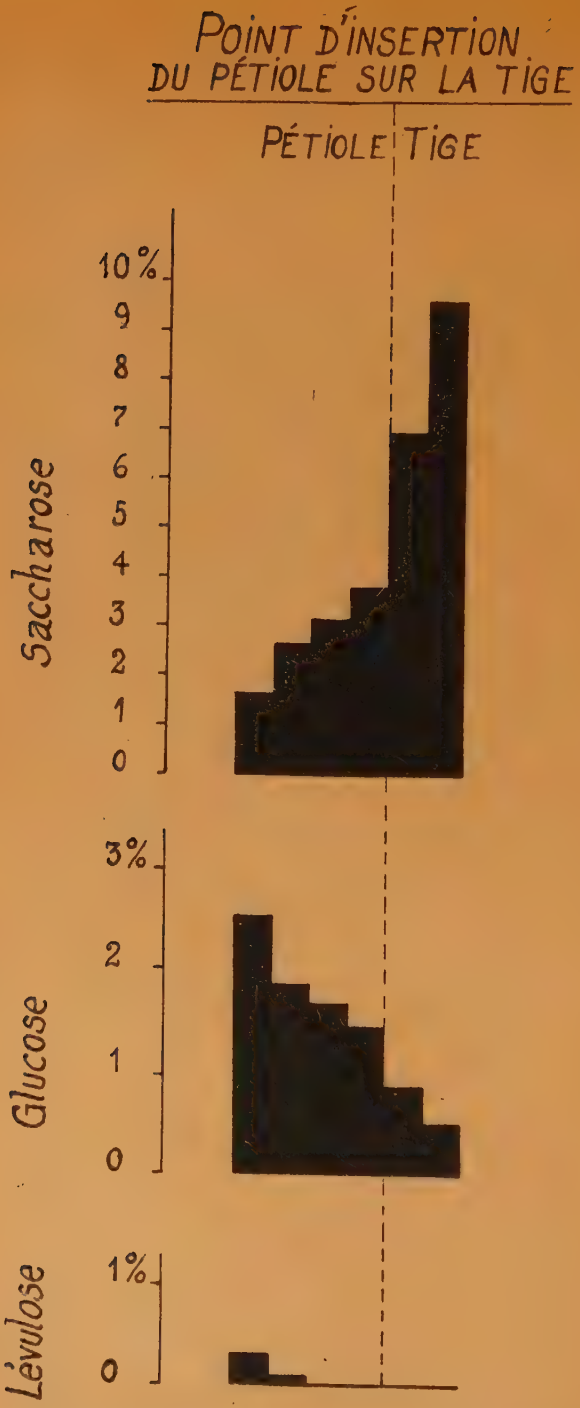



Fig. 18. — Répartition des glucides au point d'insertion des pétioles sur la tige.

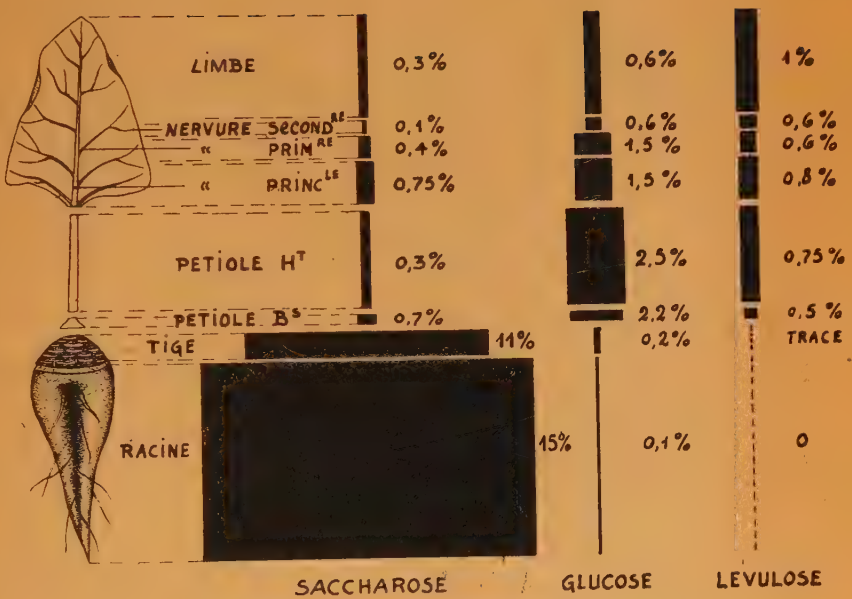



Fig. 19. — Répartition des glucides dans les différents membres de la Betterave sucrière divisés d'après leur morphologie.

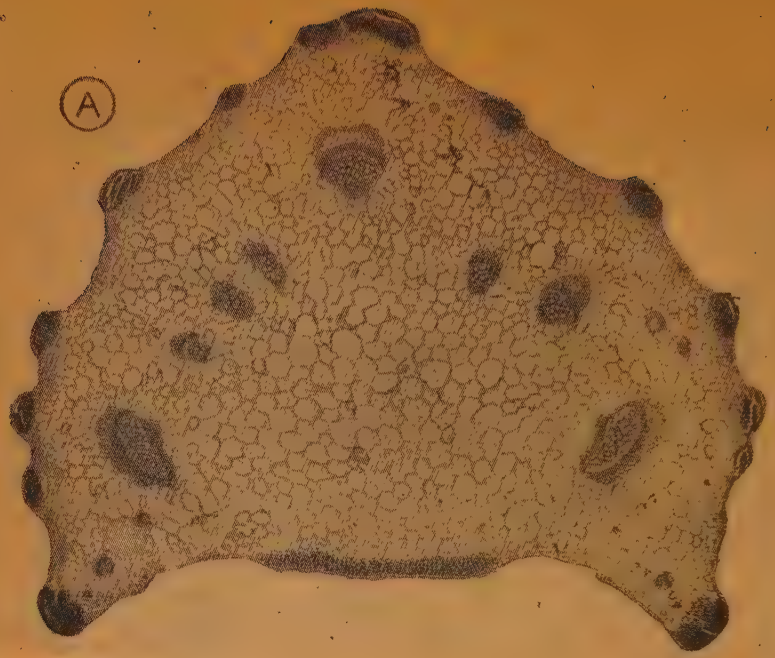



Fig. 20. — Coupe transversale dans la portion supérieure du pétiole de Betterave d'après ARTSCHWAGER (1920) (125).

Fig. 21. — Faisceau Libéro-Ligneux du Pétiole de Betterave.

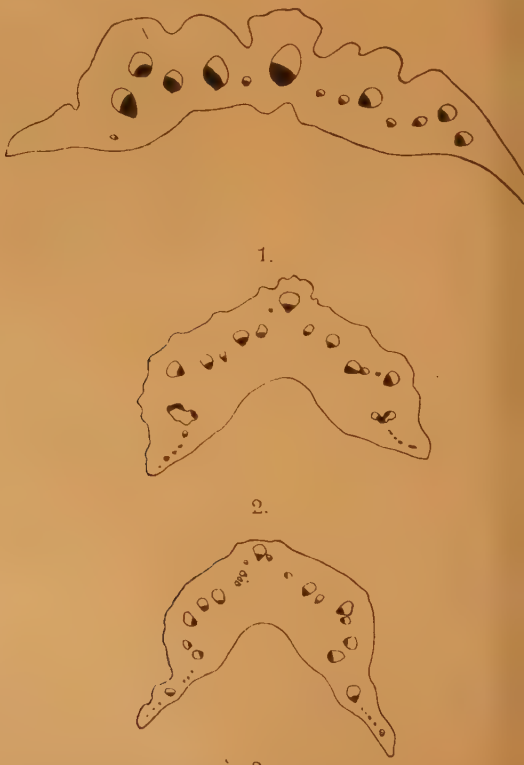



Fig. 22. — Répartition des faisceaux à différents niveaux dans le pétiole.
1) dans la portion inférieure du pétiole.
2) dans la portion supérieure du pétiole.

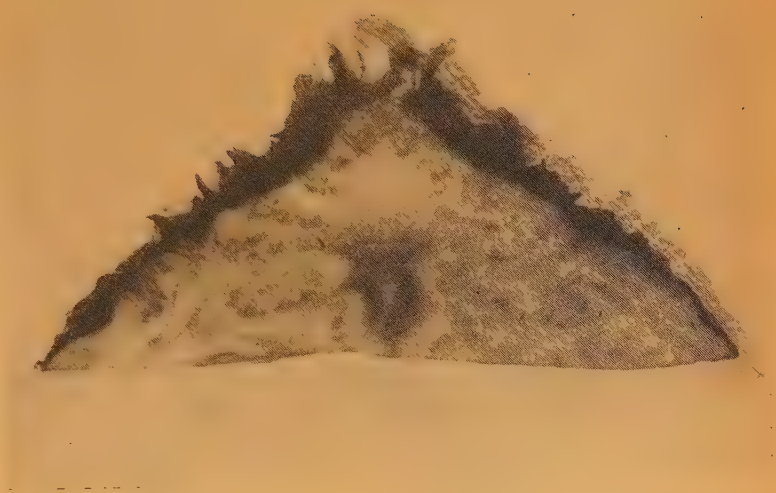


fig. 23.
Coupe longitudinale dans la tige de Betterave.

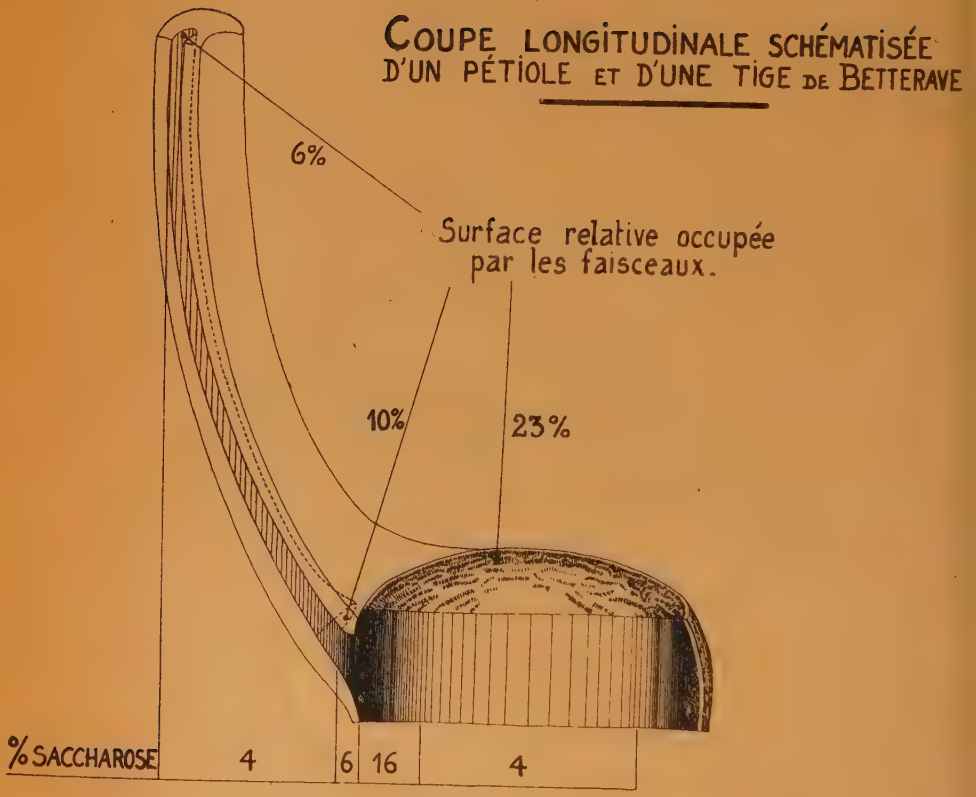

COUPE LONGITUDINALE SCHÉMATISÉE
D'UN PÉTIOLE ET D'UNE TIGE DE BETTERAVE
6%
Surface relative occupée
par les faisceaux.
10%
23%
% SACCHAROSE
4
6
16
4

Fig. 24.

# COMPTE-RENDU DE L'HERBORISATION DE LA SOCIÉTÉ ROYALE DE BOTANIQUE, DANS LES ENVIRONS DE LIÈGE, LES 15 ET 16 JUIN 1946

***Première journée. — 15 juin 1946.***

par **M. F. DARIMONT.**

Venant de Liège par Herstal et Haccourt, un autocar amène vers 11 h. sur le plateau dominant la Montagne Saint-Pierre un imposant groupe de 39 personnes qui se proposent de visiter les célèbres thiers à orchidées de Nivelle et de Lanaye. Ce sont : Mlle Balle, Mme Bouillenne, MM. Calberg, Charlet, M. & Mme Damblon, MM. Darimont, Delvosalle, Demaret, Deuse, Ernould, Frère Ferdinand, Mme Frison, MM. Hauman, Henin, Homès, Hostie, Houters, Lawalrée, Jean Louis, Lozet, Maquet, A. Maréchal, M. et Mme Marlier, MM. Mélon, Monoyer, Moureau, Moutschen, Noel, Petit, Ramaut, Sépulchre, Sougnez, Van Lancker, Mlle van Sompel, MM. Wilczek, Willam.

Se sont fait excuser : MM. Bouillenne, Kufferath, Matagne, Symoens.

Avant de nous engager sur le flanc de la montagne et de parcourir ses pelouses herbeuses, nous longeons la crête de la colline afin de comparer la végétation du sommet avec la flore calcicole que nous serons appelés à voir ultérieurement. Nous traversons ainsi, à droite de la route de Hallembaye à Eben, sur le territoire de la commune de Lixhe, toute une série de terres cultivées, de friches, de landes et de broussailles. Une coupe de carrière permet de se rendre compte de l'existence d'un manteau de sables et graviers tertiaires qui dominent au sommet de la montagne les craies et marnes secondaires. Jadis, s'étendaient sur le plateau des landes dont la présence s'expliquait par la nature siliceuse du recouvrement tertiaire. Ces landes sont presque totalement disparues et les dernières régressent rapidement. Signalons comme dernières plantes caractéristiques : *Vaccinium Myrtillus* L., *Genista pilosa* L., *Sarothamnus scoparius* (L). Wimm., *Pteridium aquilinum* (L). Kuhn. Nous y avons encore vu il y a quelques années *Genista anglica* L. ; aujourd'hui,

c'est en vain que nous avons recherché cette espèce. La lande où notre confrère A. Maréchal a récolté *Gentiana campestris* L. et qui était située à proximité des deux maisons du sommet, est transformée en prairie. Est-il nécessaire de dire que la Gentiane est disparue.

Des prairies et des champs fumés ont remplacé les landes et leur végétation est des plus banale. Certains champs, labourés pendant la guerre, sont maintenant abandonnés et ils se tranforment en friches. Une de ces friches que colorent vivement Pavots et Matricaires, attire notre groupe. Il s'agit d'un élément de l'Association messicole à *Alchemilla arvensis* et *Matricaria Chamomilla* Tüxen. Une liste des plantes représentées est rapidement dressée :

Caractéristiques de l'Association : *Alchemilla arvensis* (L.) Scop., *Myosotis arvensis* (L.) Hill., *Matricaria Chamomilla* L., *Valerianella olitoria* (L.) Moench.

Caractéristiques de l'Alliance (*Secalinion medioeuropaeum* Tx) : *Viola tricolor* L. ssp. *arvensis* (Murray) Gaudin, *Agrostis spica-venti* L., *Papaver dubium* L., *Sherardia arvensis* L., *Legouzia speculum-Veneris* (L.) Fisch.

Caractéristiques de l'Ordre (*Secalinetalia* Br-Bl.) : *Centaurea cyanus* L., *Alopecurus myosuroides* Huds.

Caractéristiques de la Classe (*Rudereto-Secalinetales* Br-Bl.) : *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Poa annua* L., *Euphorbia helioscopia* L., *Veronica Tournefortii* Gmel., *Plantago major* L., *Agropyrum repens* (L.) Pal.

Compagnes : *Convolvulus arvensis* L., *Ranunculus repens* L., *Arenaria serpyllifolia* L., *Geranium dissectum* L., *Poa trivialis* L., *Arabidopsis Thaliana* (L.) Heynh., *Vicia tetrasperma* (L.) Moench., *Vicia hirsuta* (L.) S. F. Gay, *Achillea millefolium* L., *Plantago lanceolata* L., *Agrostis vulgaris* With., *Rumex crispus* L., *Daucus carota* L., *Tussilago farfara* L., *Artemisia vulgaris* L., *Medicago lupulina* L., *Sonchus oleraceus* L., *Chaerophyllum temulum* L., *Senecio Jacobaea* L., *Cerastium caespitosum* Gilib., *Holcus lanatus* L.

Quelques touffes de seigle et d'orge rappellent la nature des cultures des années précédentes. Dans le cortège des compagnes, on peut remarquer quelques espèces rudérales telles *Artemisia vulgaris* et *Sonchus oleraceus* ainsi qu'un nombre élevé d'espèces de prairie : *Holcus lanatus, Poa trivialis, Plantago lanceolata, Cerastium caespitosum, Daucus carota, Achillea millefolium, Senecio Jacobaea*, etc. Les graminées étendent leurs gazonnements et indiquent le sens de l'évolution de ces champs abandonnés vers la prairie. Remarquons d'autre part que cette association messicole correspond à des sols limoneux ou argilo-sablonneux pauvres en calcaire ou à des sols calcaires profondément décalcifiés. Nous nous trouvons ici en présence d'un sol argilo-siliceux pauvre en calcaire.

Dans une friche voisine, plusieurs pieds de *Valerianella eriocarpa* Desv. suscitent un intérêt mérité.

En bordure de la route, mentionnons *Centaurea Jacea* L. var. *Duboisii* (Bor.) Crép., *Vicia pannonica* Crantz var. *purpurascens* (DC.) Ser. ainsi que des exemplaires tératologiques de *Plantago major* L. et de *Crepis biennis* L.

Un chemin creux agréable descendait jadis du sommet de la colline vers Loën

(Lixhe). Aujourd'hui tout est bouleversé : les cimenteries ouvrent une nouvelle carrière et en « urbanisent » les abords. Chacun peut constater l'ampleur de ces nouveaux travaux et s'effrayer à loisir de l'importance des moyens mécaniques mis en œuvre. Tout en commentant avec animation le spectacle désolant qu'il vient de voir, notre groupe s'approche des premières maisons du hameau de Loën, mais nous ne nous engagerons pas dans le village : un sentier à la base de la Montagne permet de remonter vers le nord, vers le Thier de Nivelle et ses orchidées.

Nous nous arrêtons pour le pique-nique de midi dans un pré abondamment fleuri. Derrière nous, une carrière abandonnée ; en face, sur la rive gauche de la Loën, une prairie marécageuse à *Carex* ; au-delà, des champs cultivés. La carrière est abandonnée depuis une dizaine d'années. Une abondante végétation ligneuse en colonise le fond : *Salix caprea* L., *Betula verrucosa* Ehrh., *Fraxinus excelsior* L., *Robinia pseudacacia* L., *Prunus avium* L., etc. forment des fourrés denses. Dans les branches basses grimpent des plants vigoureux de *Lathyrus silvestris* L. La pente raide de la carrière reste nue mais les éboulis de la base se garnissent de *Tussilago Farfara* L. et de *Poa compressa* L., espèces caractéristiques de l'association pionnière des sols calcaires remaniés.

Un pré sec près de la carrière est entièrement tapissé de *Lathyrus tuberosus* L. ; nous récoltons les premières fleurs de cette plante et admirons en même temps de spendides touffes de *Vicia tenuifolia* Roth. A signaler tout particulièrement une touffe de *Bromus erectus* Huds., espèce caractéristique des pelouses calcaires, si banale partout ailleurs, mais très rare à la Montagne Saint-Pierre.

La prairie fleurie dans laquelle nous nous sommes installés est située sur un sol remanié ; ce sont des terres de remblai amenées sur le marécage lors de l'exploitation de la carrière. Au point de vue physionomique, la prairie est très belle : Rhinanthes, Scabieuses, Marguerites, Centaurées, Lotiers, Trèfles, Séneçons etc. mêlent agréablement leurs coloris, mais au point de vue phytosociologique cette prairie ne paraît pas stabilisée malgré le fauchage annuel auquel elle est soumise. La liste suivante, hâtivement établie, donnera une idée suffisante de cette végétation : *Arrhenaterum elatius* (L.) Mert. & Koch, *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Heracleum Sphondylium* L., *Chrysanthemum Leucanthemum* L., *Pimpinella major* (L.) Huds., *Daucus carota* L., *Plantago lanceolata* L., *Trifolium pratense* L., *Rumex acetosa* L., *Holcus lanatus* L., *Ranunculus acer* L., *Cardamine pratensis* L., *Lychnis Flos-cuculi* L., *Plantago media* L., *Avena pubescens* Huds., *Equisetum arvense* L., *Centaurea jacea* L., *Alectorolophus hirsutus* (Lam.) All. et *A. major* (Ehrh.) Reichb., *Lotus corniculatus* L., *Galium mollugo* L., *Primula officinalis* (L.) Hill., *Leontodon hispidus* L., *Ajuga reptans* L., *Medicago lupulina* L., *Veronica chamaedrys* L., *Senecio Jacobaea* L., etc.

Cette prairie appartient indiscutablement à l'ordre des *Arrhenateretalia* Pawlowski et à l'alliance de l'*Arrhenaterion* Pawl., dont elle possède plusieurs espèces caractéristiques : *Chrysanthemum Leucanthemum, Pimpinella major, Daucus carota.* Les trois espèces caractéristiques *Arrhenaterum elatius, Knautia arvensis* et *Heracleum Sphondylium* donnent à penser qu'un *Arrhenateretum*

*elatioris* (Br-Bl.) Scherrer est ici en voie de constitution tandis que les *Plantago media* et *Avena pubescens* indiquent une tendance vers la variante à *Briza media* Tx. dont elles sont des différentielles.

La prairie marécageuse à *Carex* est homogène et paraît très intéressante mais la saison n'est pas encore assez avancée pour bon nombre d'espèces et il est malaisé de les déterminer. Signalons *Carex hirta* L., *C. vulpina* L., *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Lotus uliginosus* Schkuhr., *Festuca rubra* L., *Galium palustre* L., *Lychnis Flos-cuculi* L., etc.

Dans la Loën : *Phalaris arundinacea* L. et *Glyceria fluitans* (L.) R. Br..

La halte ne se prolonge pas : chacun est pressé de gagner les pelouses des coteaux. Nous gravissons un sentier accroché au flanc de la colline près du « Ravin aux Pins noirs », désigné dans la toponymie par l'expression pittoresque de « Tchavêye des Macrales », vallon des sorcières.

Nous voici enfin aux stations d'orchidées. Entre les deux bandes boisées qui garnissent sa base et son sommet, le Thier de Nivelle est recouvert d'une pelouse rase à *Teucrium chamaedrys* L., *Festuca ovina* L. et *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.. Cette pelouse résulte des actions combinées du feu, des moutons et des lapins sur la forêt, au cours des âges ; elle était tout récemment encore beaucoup plus étendue mais elle tend à régresser très sérieusement. Par suite de la disparition des lapins et des troupeaux de moutons, les broussailles se développent librement : des traînées de colonisateurs arbustifs, *Cornus sanguinea* L., *Corylus avellana* L., *Fraxinus excelsior* L., etc. viennent morceler la grande pelouse. Des Pins noirs plantés il y a 70 ans ont trouvé un sol et un climat si favorables qu'ils donnent une abondante régénération.

Mais ce sont les pelouses qui captent l'attention avec leurs milliers de pieds d'orchidées. *Orchis militaris* L., *Aceras anthropophora* (L.) R. Br. et *Ophrys muscifera* Huds. dominent ; bien qu'en fin de floraison, les plantes se reconnaissent aisément. *Ophrys apifera* Huds. est beaucoup plus rare ; *Epipactis atropurpurea* Rafin. montre à peine ses premières fleurs épanouies ; de rares pieds de *Platanthera chlorantha* (Custer) Reich. f. Partout des buissons de Roses : *Rosa micrantha* Sm., *R. rubiginosa* L. et leurs variétés.

Après avoir dépassé le « Pazê dès âgnes » sentier des ânes, nous voici à la station d'*Orchis purpurea* Huds. ; pieds vigoureux et très nombreux, hélas défleuris.

Depuis quelques instants, venant de Visé, s'est jointe à notre groupe Madame Purnal-Hardy, la fille d'Apollon Hardy, le botaniste qui révéla la majeure partie des richesses de la Montagne Saint-Pierre.

Nous rejoignons la base de la colline où, parmi les buissons se présentent de curieux pieds d'orchidées ; fleurs d'un rose pâle, lobes du labelle très étroits : sans doute s'agit-il de la variété *stenoloba* Döll. de *l'Orchis militaris* ? La détermination qui en fut faite révéla qu'il s'agissait de *l'Orchis simia* Lam., bien précieuse trouvaille pour la Montagne Saint-Pierre où cet *Orchis* a été signalé jadis, mais où il n'a plus été revu depuis très longtemps.

Le long des taillis de la base, l'admiration est forcée par les pieds géants d'*Epi-*

*pactis latifolia* (L.) All. qu'il serait bien intéressant de revoir dans quelques semaines au moment de la floraison. Au bord du sentier : *Centaurea pratensis* Thuill. subsp. *microptilon* (Gren.) Rouy.

Seuls champignons de la journée, trois *Amanita solitaria* Fries apparaissent au pied d'un charme. Il s'agit d'une espèce rare qui n'a été trouvée qu'en quelques points de la province et qui est nouvelle pour la Montagne Saint-Pierre.

Nous avons dépassé le Thier de Nivelle et atteignons, au Thier de Lanaye, la commune de ce nom en même temps que nous pénétrons dans la province du Limbourg. A cet endroit de grands dépôts de tuffeau et de marne recouvrent la plaine alluviale : ce sont des déblais de la tranchée de Caster, pratiquée dans la Montagne Saint-Pierre pour permettre le passage du Canal Albert.

La plante la plus remarquable de ces déblais est *Hieracium piloselloides* Vill. ; cette habitation est nouvelle.

La fatigue aidant, la botanique est peu à peu délaissée et le gros de la troupe se hâte d'atteindre la route de Lanaye à Laumont où l'autocar nous attend.

Quelques intrépides tiennent cependant à parcourir le Thier de Lanaye afin de comparer sa végétation avec celle du Thier de Nivelle.

Les moutons pâturent régulièrement cette colline. Les effets de ce pâturage sont sensibles : le thier est totalement dépourvu de végétation arbustive. La pelouse, maigre, est constituée en dominance par *Teucrium Chamaedrys* L., *Helianthemum nummularium* (L.) Mill. et *Sanguisorba minor* Scop. Les graminées sont beaucoup moins développées que sur le thier précédent. Signalons *Sedum mite* Gilib.

Dans la zone nord du Thier de Lanaye, un spectacle affligeant attend les botanistes. A l'insu des milieux scientifiques qui faisaient confiance aux responsables locaux des Eaux et Forêts pour les avertir en cas de danger — le Thier de Lanaye est soumis au régime forestier depuis 1941 — une carrière de silex a été ouverte et sa progression est si rapide que tout le Thier de Lanaye est menacé de destruction. Les naturalistes liégeois constitués en Commission pour la protection de la Montagne Saint-Pierre vont intervenir de toute urgence.

C'est la seconde carrière nouvelle qu'il nous est donné de voir au cours d'une seule journée d'excursion.

Le processus d'appauvrissement de la flore de la Montagne Saint-Pierre — si nous comparons cette flore à celle que la Société Royale de Botanique de Belgique y trouva lors de ses herborisations du siècle dernier — connaîtra bientôt son épilogue, si nous n'y prenons garde, dans l'anéantissement total de la Montagne.

Est-il donc impossible en Belgique de sauver un site dont l'intérêt scientifique est indéniable ?

Et notre excursion s'achève sur cette note pessimiste, signe des temps présents, dans nos pays où l'histoire naturelle ayant perdu le lustre qui en fit la science par excellence des Cours et des Salons de l'Europe, de l'époque des Encyclopédistes jusqu'à celle de la Restauration, n'a pas encore acquis le prestige dont elle jouit dans les pays de civilisation montante.

## *Deuxième journée. — Dimanche 16 juin 1946.*

par **M. A. MARÉCHAL**

Réunis à l'Institut Botanique de l'Université, les membres participant à cette seconde journée d'excursion gagnent en autocar la belle et pittoresque vallée de l'Ourthe. Mlle Balle, Mme Bouillenne, MM. Calberg, Charlet, Damblon, Darimont, Demaret, Deuse, Ernould, Mme Frison, M. Henin, M. et Mme Holm, MM. Hostie, Jans, Lawalrée, Maquet, Maréchal, M. et Mme Marlier, MM. Mélon, Monoyer, Moureau, Moutschen, Sépulchre, Sougnez, Van Lancker, Mlle Van Sompel, MM. Wilczek et Willam, débarquent vers 11 heures sur la place communale de Comblain-au-Pont où ils sont très aimablement accueillis par Monsieur Bouffa, Secrétaire communal et Conservateur du Parc national des Roches Noires, réserve acquise récemment par la Société « Ardenne et Gaume ». C'est le premier Parc National de notre pays, inauguré officiellement le 18 mai dernier.

M. Bouffa nous accompagnera dans la visite des Roches Noires et, sur ses recommandations qui coïncident avec l'itinéraire préconçu, nous nous dirigeons vers la Tour carrée de l'ancienne église désaffectée de Comblain-au-Pont. C'est, avec les vieux murs moussus qui entourent le cimetière et qui furent le soubassement d'un antique château, tout ce qui reste du passé historique de la commune.

Laissant derrière nous ces vieilles choses d'un temps révolu, nous traversons un ancien parc et bientôt nous voyons, à quelques centaines de mètres devant nous, des pans imposants de murailles rocheuses en alignement et isolées : ce sont trois pittoresques falaises calcareuses de 70 à 75 mètres de hauteur, séparées par des gorges d'éboulis, colonisées par une végétation, à différents stades d'évolution.

Ces roches frappent à première vue par leur aspect sombre et sévère, leurs fragments chaotiques de la base recouverts de broussailles épaisses et contrastent singulièrement avec le gai paysage qui les entoure.

Constituées par le calcaire carbonifère (viséen inférieur dolomitisé), leur face est orientée vers le sud et d'une inclinaison variant entre 70 et 85°.

Des fentes colmatées, des diaclases, des blocs rocheux relevés et détachés, montrent à suffisance les effets des corrosions et des érosions antérieures.

Par la nature du sol, son orientation méridionale, la forte déclivité des pentes, le régime hydrologique du calcaire, ce site offre la réunion des facteurs propres à donner un maximum de chaleur et de lumière. Le réveil de la végétation y est précoce, mais pendant les étés chauds et secs, combien les Roches Noires présentent un aspect nu et aride !

Nous explorons le pied de la grande Roche (celle de l'Ouest), au milieu d'éboulis herbeux et broussailleux où nous observons des pieds magnifiques de *Platanthera chlorantha* (Curt.) Reichb, *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Roem. et Schult, *Aquilegia vulgaris* L. en association avec une végétation herbacée ombrophile. Une strate arbustive très dense est en majeure partie composée des éléments suivants : *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., *Carpinus Betulus* L., *Corylus avellana* L. *Crataegus monogyna* (Jacq.) All. ; elle protège *Milium effusum* L., *Actaea spicata* L., *Brunella vulgaris* L., *Stachys silvaticus* L.

Dans les clairières très minuscules croissent : *Cirsium arvense* (L.) Scop., *Crepis capillaris* (L.) Wall., *Epilobium montanum* L., *Fragaria vesca* L., *Galium cruciatum* (L.) Scop., *Geranium columbinum* L., *Poa nemoralis* L., *Poa pratensis* L., *P. trivialis* L., *Senecio erucifolius* L.

Les difficultés occasionnées par l'épaisseur du taillis, l'humidité et les averses répétées, le peu de luminosité du sous-bois nous ont empêchés de pousser plus à fond nos recherches pour revoir *Scleropoa rigida* Griseb. et surtout la rarissime *Festuca maritima* L. (*F. unilateralis* Schrad.), découverte en cet endroit par J. B. Dumortier en 1823 et revue depuis, mais à de longs intervalles, en 1870 par la S. R. B. B., par L. Wathelet en 1882 et par moi en 1911 et 1913.

Nous gravissons, à coups de jarrets vigoureux et en suivant un sentier rocailleux à peine tracé le long du bord de la falaise, la pente très abrupte de la roche.

Au fur et à mesure de l'ascension, on remarque le caractère de plus en plus xérophile de la végétation ayant comme substrat immédiat, une légère couche de terre brune humique, reposant sur la roche sous-jacente.

Comme espèces principales : *Festuca ovina* L., *Koeleria albescens* DC. var. *glabra* DC., *Arabis hirsuta* (L.) Scop., *Briza media* L., *Carex glauca* Murr., *Satureja acinos* Schreb., *Cerastium pumilum* Cer., *Potentilla verna* L. ; *Origanum vulgare* L., *Sedum acre* L., *Sanguisorba minor* Scop.

Dans les endroits plus accidentés parmi les rocs détachés végètent : *Campanula persicifolia* L., *Thymus serpyllum* L., *Seseli Libanotis* (L.) Koch.

Au sommet, un plateau herbeux, caillouteux, prairie sèche ou « trieu », véritable *mesobrometum* type où trône à foison *Bromus erectus* L. ; nous notons comme constituants du *Brometum erecti* des Roches Noires :

*Cirsium acaule* (L.) Weber, *Erigeron acer* L., *Melilotus officinalis* (L.) Medik., *Arenaria serpyllifolia* L., *Medicago lupulina* L., *Hieracium pilosella* L., *Onobrychis viciifolia* Scop., *Reseda luteola* L., *Sanguisorba minor* Scop., *Campanula rotundifolia* L., *Trifolium filiforme* (L.) subsp. *dubium* Gams., *Senecio erucifolius* L., *Sedum acre* L., *S.album* L., *Verbena officinalis* L., *Plantago media* L., *Festuca ovina* subsp. *duriuscula* (L.) Koch, *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv., *Ophrys apifera* Huds. (rare).

Çà et là quelques buissons disséminés de *Prunus spinosa* L., *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., délimitent les extrémités de cette pelouse.

Puisque nous sommes dans l'ambiance du *Bromion*, nous faisons observer que sur la façade relativement lisse des Roches, aux replats peu proéminents, dans les

fissures colmatées d'éléments détritiques, croissent une série d'espèces chasmophiles et à préférences xérohéliothermiques ; elles y constituent un véritable *xerobrometum* bien caractérisé : *Sesleria coerulea* (L.) Ard., *Festuca ovina* L. var. *glauca* (Lam.,) Koch, *Hippocrepis comosa* L., *Melica ciliata* L., *Hieracium murorum* L., *Satureja acinos* (L.) Schub., *Asplenium ruta-muraria* L., *As. Trichomanes* L., *Seseli Libanotis* (L.) Koch constituent ici les principales espèces de cette association xérophile.

N'oublions pas de mentionner *Biscutella levigata* L., jolie crucifère très rare, localisée en Belgique dans les vallées de la Meuse, de l'Ourthe, de l'Amblève et de la Basse Lesse et qui gîte en haut de la roche, en compagnie de *Cotoneaster integerrima* Medik. Malheureusement les silicules si caractéristiques de la lunetière se détachent déjà.

Le manque de temps ou plutôt l'inclémence de celui-ci nous empêche de visiter en détail et d'observer d'une manière approfondie les différents stades de colonisation d'un grand éboulis séparant la grande Roche que nous venons de quitter du « Lion », falaise monolithiforme, isolée, à sommet tabulaire, incliné vers le Nord. Quant au vallon séparant le Lion de la Roche Est, il a plus évolué au point de vue végétatif et est arrivé au climax forestier.

Cependant nous y observons, en dépit d'un temps maussade, outre les espèces mentionnées dans les groupements phytiques précités :

*Strate herbacée* :

*Arabis hirsuta* (L.) Scop., *Arenaria serpyllifolia* L., *Anthyllis vulneraria* L., *Bromus erectus* Huds., *Arrhenaterum elatius* Mert. et Koch., *Festuca ovina* L., *Sesleria coerulea* (L.) Ard., *Euphrasia stricta* Host., *Orchis mascula* L., *Centaurea scabiosa* L., *Convolvulus arvensis* L., *Dryopteris Linneana* Christ, *Verbascum Lychnitis* L., *Moehringia trinervia* (L.) Clairv., *Campanula persicifolia* L., *C. trachelium* L., *Carlina vulgaris* L., *Centaurea jacea* L., *Crepis biennis* L., *Dactylis glomerata* L., *Fragaria vesca* L., *Galeopsis ladanum* L., *Galium asperum* Schreb., *G. cruciatum* (L.) Scop., *Helianthemum nummularium* Mill., *Helleborus fœtidus* L., *Hieracium murorum* L., *Holcus lanatus* L., *Inula conyza* DC., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Lotus corniculatus* L., *Melica ciliata* L., *Leontodon hispidus* L., *Picris hieracioides* L., *Anemone nemorosa* L., *Ranunculus repens* L., *Rumex acetosa* L., *Ranunculus acer* L., *Silene nutans* L., *Alliaria officinalis* (L.) Andrz., *Teucrium botrys* L., *Verbascum Thapsus* L., *Vincetoxicum officinale* Moench., *Crepis fœtida* L..

La strate arbustive est représentée soit par des éléments isolés répandus sporadiquement, surtout à la partie supérieure de l'éboulis dont le substratum caillouteux disparaît déjà sous un tapis de graminées ; soit à la base par des massifs buissonnants d'espèces variées déjà nommées.

Citons : *Ribes grossularia* L., *Prunus spinosa* L., *Cornus sanguinea* L., *Rhamnus cathartica* L., *Rosa canina* L., *R. rubiginosa* L., jeunes pousses de *Quercus sessilis* Ehrh., *Populus alba* L., *Clematis vitalba* L., *Cotoneaster integerrima* Medik. que nous voyons partout disséminé, aussi bien à la base qu'au sommet, attirant les regards par ses jolis petits fruits pisiformes d'un beau rouge.

Quant aux espèces arborescentes, elles constituent une forêt à la base des Roches et dans les parties à terre meuble plus profonde d'un petit vallon.

Parmi les principales espèces citons :

*Acer campestris* L., *A. pseudoplatanus* L., *Alnus glutinosa* Gaertn., *Betula verrucosa* Ehrh., *B. pubescens* Ehrh., *Carpinus Betulus* L., *Corylus avellana* L., *Cornus mas* L., *Cornus sanguinea* L., *Evonymus europaeus* L., *Fagus silvatica* L., *Fraxinus excelsior* L., *Berberis aquifolium* L. (naturalisé), *Prunus avium* L., *Quercus Robur* L., *Qu. sessilis* Ehrh., *Robinia pseudacacia* L., *Salix capraea* L., *S. cinerea* L., *Pirus aucuparia* L., *Viburnum opulus* L. — En sous-bois nous remarquons : *Arum maculatum* L., *Dryopteris Filix Mas* (L.) Scott., *Actaea spicata* L., *Brachypodium silvaticum* (Huds.). Roem. et Schult, *Senecio nemorensis* L., *Rosa arvensis* Huds., *Rubus* sp.

La lisière sud des Roches, très herbeuse cache *Cœloglossum viride* (L.) Hartm., et les cultures voisines hébergent *Orlaya grandiflora* (L.) Hoffm.

En résumé, la végétation des Roches Noires est composée par :

*a*) un **mesobrometum** bien caractérisé (trieux des pentes herbeuses et du plateau) ;
*b*) un **xerobrometum** (falaises rocheuses) ;
*c*) une association complexe des éboulis ;
*d*) une association forestière mélangée, du type **Querceto-carpinetum**.

Mais l'heure fixée pour le repas est arrivée, et nous nous empressons de nous rendre au lieu du rendez-vous, à l'Hôtel des Familles, au pied des Tartines.

Déjà, dès le pont de Sçay que nous traversons, en tournant le dos aux Roches Noires, cachées par le beau rocher Napoléon en surplomb au-dessus de la route, le superbe et pittoresque massif de hautes falaises rocheuses, constituées par le calcaire viséen supérieur, apparaît devant nous barrant l'horizon vers l'Est.

Culminant à environ septante mètres au dessus de l'Ourthe, ces falaises bizarrement découpées, surtout à proximité de la gare de Comblain-au-Pont, alternent avec de sombres gorges boisées.

Ce sont comme des monolithes dressés en minces tranches parallèles, complètement isolés les uns des autres qui constituent les « Tartines ».

Mais ce mot retentit mal à nos estomacs affamés et nous voilà réunis aux confrères qui nous ont déjà précédés à l'hôtel.

Pendant le repas, la pluie s'est mise à tomber copieusement par averses répétées, entravant la poursuite de nos explorations et nous forçant à prolonger notre séjour chez l'hôtelier qui, très aimablement et ce dont nous le remercions de tout cœur, nous a accordé l'autorisation de visiter les rochers boisés des Tartines, lesquels sont la propriété de l'Hôtel.

Profitant d'une accalmie, quelques courageux se décident malgré le feuillage dégoulinant de larges gouttes, les sentiers glissants et les hautes herbes tout humides, à jeter un coup d'œil sur ce site remarquable.

Nous empruntons l'étroit chemin longeant la base des falaises et des éboulis peu colonisés. Cette sente nous conduira par quelques lacets ascendants, au faîte des roches, d'où l'on jouit d'un panorama prestigieux sur l'amont et l'aval de la vallée.

Voici immédiatement à notre gauche un « cron » de tuf calcaire, provenant par la voie du phénomène physico-chimique bien connu, du dépôt occasionné par une venue souterraine très calcaire émergeant quelque dix mètres plus haut. Ce cron rappelle ceux de la région jurassique mais, il est plus richement colonisé par les bryophytes. Aussi notre confrère Demaret s'empresse-t-il d'en faire le relevé ainsi que des mousses qui croissent à la base humide des rochers voisins qui lui fournissent de beaux exemples d'associations bryophytiques.

La frondaison luxuriante de ce coin ombreux où poussent vigoureusement *Acer pseudoplatanus* L., *Acer campestre* L., *Tilia platyphyllos* Scop., et en corniche sur les rochers : *Corylus avellana* L., *Carpinus Betulus* L., *Cornus sanguinea* L., *C. mas* L., *Viburnum Opulus* L., *Salix caprea* L., *Prunus spinosa* L., *Cerasus avium* L., *Crataegus monogyna* (Jacq.) All. ; la proximité de mares stagnantes non éclairées, ce qui explique leur pauvreté en plantes aquatiques, mares témoins relictes de l'ancien cours de l'Ourthe déplacé pour l'aménagement de la gare, expliquent la présence en ce lieu d'une atmosphère calme, humide, propice à la croissance des espèces d'ombre. Aussi y rencontrons-nous *Lunaria rediviva* L., *Stachys silvaticus* L. *Stellaria nemorum* L., *Milium effusum* L., *Bromus ramosus* Huds., *Brachypodium silvaticum* (Huds.) Roem. et Schult.

Au fur et à mesure de notre ascension, à travers les broussailles masquant parfois notre sentier, apparaissent dans les clairières rocheuses et herbeuses : *Seseli Libanotis* (L.) Koch, *Sesleria cœrulea* (L.) Ard., *Orchis mascula* L., *Hypericum montanum* L., *Polygonatum officinale* All., *Cotoneaster integerrima* Medik., *Ribes grossularia* L., *Brachypodium pinnatum* (L.) P. Beauv.

Le sommet des Tartines se présente sous forme de plateau étroit, à buissons rabougris, au gazon ras de *Festuca ovina duriuscula* avec des formes naines de *Briza media* L., *Sanguisorba minor* Scop., *Pimpinella saxifraga* L. Là, croît aussi en plaques denses, et jusque dans les anfractuosités des roches surplombantes, le rarissime *Dianthus caesius* Sm. qui, une fois la floraison passée, confond ses touffes avec le gazon des pelouses.

Notre confrère Darimont, ayant escaladé un éboulis, rapporte une superbe touffe de la précieuse caryophyllacée ainsi que de beaux spécimens de *Polystichum lobatum* (Huds.) Presl., et de *Cardamine impatiens* L.

Nous nous empressons de redescendre par le chemin creusé à même la roche, regrettant ne pouvoir admirer à l'aise ces abris sous roche, ces parois érodées et corrodées, tous ces décors rocheux, vestiges de grottes et de cavernes aujourd'hui disparues.

« Tranches verticales de rochers isolés, évoquant un travail spéléologique ancien, ce sont là les débris d'une grotte dont la voûte est retombée dans le lit actuel de l'Ourthe. » (Max Lhoest et Fourmarier.)

La descente assez accélérée ne nous empêche pas cependant d'observer et de noter, sur les parois des rochers surplombants et aux abords des éboulis bon nombre d'espèces chasmophiles : *Cystopteris fragilis* (L.) Bernh., *Dryopteris Linneana* Christ, *D. Robertiana* (Hoffm.) C. Christ, *Polystichum lobatum* (Huds.) Presl., *Phyllitis scolopendrium* (L.) Newm. *Asplenium ruta-muraria* L., *Ceterach officinarum* DC. *Festuca ovina* var. *glauca* (Lam.) Koch., *Rosa pimpinellifolia* L., *Rhamnus cathartica* L., *Cornus mas* L., *Dianthus caesius* Sm., ce dernier véritablement accroché aux parois verticales de la falaise et dont la teinte des fleurs d'un rouge violacé et si odorantes, tranche sur les parois blanchâtres de la roche.

A notre descente, nous prenons place dans l'autocar où nos confrères nous ont devancés et comme le retour est fixé par les vallées de l'Amblève et de la Vesdre, nous aurons l'occasion d'ajouter au programme de ces deux journées d'excursion, un point non prévu, la visite à un site biologique privilégié :

La « Heid des Gattes », près d'Aywaille.

Rapidement la voiture nous emporte en suivant la route de l'admirable vallée de l'Amblève ; le ciel s'est rasséréné et les rayons d'un soleil parcimonieux daignent enfin se montrer. Nous renonçons bien à regret à visiter la riche habitation du *Saxifraga cæspitosa* L. subsp. *decipiens* (Ehrh.) Engl. et Irmsch. qui est située en haut du talus de la route, à l'orée des taillis.

Nous sommes arrivés.

Je ne m'étendrai pas sur les caractères biologiques concernant ce site tout à fait exceptionnel.

M. Darimont les a suffisamment exposés dans une communication antérieure faite à la séance du 7 février 1944 de la Société Royale de Botanique et insérée dans son Bulletin (1).

Notre jeune confrère résume en quelques mots les données géographiques, topographiques, géologiques et hydrologiques expliquant la présence des différents biotopes rencontrés dans un coin si restreint (5 hectares environ).

On passe aux récoltes. Voici en abondance, de la base au sommet du rocher, *Artemisia campestris* L. seule habitation belge de cette rarissime espèce. Elle fleurit seulement en juillet-août, donnant à la falaise un aspect charmant, par ses calathides penchés d'un jaune d'or, se mariant aux capitules de même teinte de l'*Aster linosyris* (L.) Ehrh. croissant dans son voisinage. C'est le seul endroit de la province de Liège où cette dernière espèce est renseignée, août est aussi son époque de floraison.

Des cris d'admiration éclatent. Quoi ? C'est que l'on vient de montrer de magnifiques spécimens en fleurs de × *Sempervivum Funckii* F. Braun var. *aqualiense* Ed. Morren (2).

---

(1) Freddy Darimont. *Un site biologique à protéger.* : La Heid des Gattes près d'Aywaille. B. S. R. B. B., T. LXXVII, 1945.

(2) La joubarbe d'Aywaille n'est pas une espèce pure : c'est un triple hybride × (*S. arach-*

Quelle délicatesse et quelle fraîcheur dans le coloris des pétales d'un beau rose tendre !

Des rosettes sont distribuées parcimonieusement aux confrères enchantés. Cette plante, parfaitement naturalisée en cet endroit, y était déjà connue au temps de Lejeune et de Courtois.

Malgré les broussailles humides et les pentes rendues glissantes par la pluie, quelques jeunes intrépides escaladent les premiers escarpements et redescendent pour distribuer de beaux échantillons de *Viscaria vulgaris* Roehl. Un peu après M. Darimont découvre *Campanula patula* L. rare espèce si bien représentée en cet endroit et que je n'avais plus revue in situ depuis plus de quarante ans. *Ceterach officinarum* L. vient compléter le bouquet ravissant des espèces caractéristiques de la Heid des Gattes.

Aussi est-ce le cœur content que nous réintégrons nos places dans l'autocar pour le retour vers la Cité Ardente.

La Société Royale de Botanique de Belgique a visité pendant ces deux jours d'excursions, quatre sites biologiques remarquables de la province de Liège et dont la conservation intégrale s'impose et ce aux points de vue scientifique, didactique, pittoresque et artistique.

C'est chose faite pour deux d'entre eux :

Les Roches Noires, propriété d'Ardenne et Gaume et les Tartines, propriété privée. Les deux autres : Montagne Saint-Pierre et Heid des Gattes font l'objet de démarches réitérées dans le but d'obtenir leur classement comme « Réserves scientifiques ». Espérons que bientôt, on aboutira à un heureux résultat.

Nous sommes heureux que, malgré un temps parfois incertain, nous ayons pu mener à bien l'excursion générale annuelle de la Société Royale de Botanique et contribuer à faire revivre ces journées si réconfortantes, où les confrères se revoient, échangent leurs impressions, se communiquent leurs recherches et leurs travaux, le tout scellé par une franche amitié confraternelle que l'on ressent d'autant plus forte, que les cinq années précédentes d'occupation ont été embuées de tristesse mais cependant pleines de courage et d'espérance.

---

*noideum* × *montanum* × *Wulfenii*) et dénommée × *S. Funckii* F. Braun var. *aqualiense* Morren.

*S. montanum* Lin., qui est une espèce pure et × *S. Schnittspahnii* Lagger qui est un hybride binaire × (*S. arachnoideum* × *tectorum*) ne peuvent donc être pris comme synonymes de × *S. Funckii* F. Braun var. *aqualiense* Mor.

(Lloyd Praeger D. Sc. *Sempervivums*, Royal horticultural Society — Vincent Square — London 1932.)

# ACTION DE LA LUMIÈRE ET DE LA TEMPERATURE SUR LA CROISSANCE ET LA SEXUALITÉ DES MALES ET DES FEMELLES DE *MERCURIALIS ANNUA L.*

GEORGES TROUPIN

*Laboratoire de Physiologie Végétale, Institut de Botanique de l'Université de Liége*

Paper No. 304

Preprinted from GROWTH, Vol. X, No. 4, pp. 343-359, 1946

PRINTED IN THE U.S.A.

*Growth*, 1946, **10**, 343-359

# ACTION DE LA LUMIÈRE ET DE LA TEMPERATURE SUR LA CROISSANCE ET LA SEXUALITÉ DES MALES ET DES FEMELLES DE *MERCURIALIS ANNUA L.*

Georges Troupin

*Laboratoire de Physiologie Végétale, Institut de Botanique de l'Université de Liége*

(Received for publication September 15, 1946)

## Introduction

La question de la sexualité des plantes présente une réelle importance tant théorique que pratique.

L'on conçoit aisément l'interêt économique qui s'attache à la production des fruits; mais les recherches réalisées dans ce domaine ne manquent pas d'intérêt spéculatif. On peut en effet aborder l'étude de la sexualité par des méthodes cytologiques ou physiologiques, et tout d'abord y distinguer plusieurs aspects: (a) l'apparition de la sexualité, (b) le déterminisme du sexe, (c) les caractéristiques des sexes.

Chacun de ces aspects peut être traité et a été traité ou bien à l'échelle cellulaire, ou encore dans le plan de la morphogenèse, ou enfin dans le jeu du métabolisme et des hormones.

Le but du présent travail est une étude préliminaire des phénomènes de sexualité envisagée du point de vue physiologique. Cette recherche s'intègre dans un ensemble de travaux réalisés dans divers laboratoires étrangers et dans le laboratoire de Physiologie végétale de l'Université de Liège (Direct. Prof. R. Bouillenne). . .

Nous avons choisi comme matériel *Mercurialis annua L.* (Euphorbiacées). Cette plante accomplit son cycle vital en quelques mois ce qui nous permet de multiplier nos séries d'observations. Par son caractère dioïque, les mâles et les femelles peuvent être étudiés séparément.

M. Bouillenne-Walrand et R. Bouillenne (3)* se sont attachés aux rapports entre la différenciation des sexes et le métabolisme. Ils ont montré que les mâles en pleine floraison se caractérisent par

*Les chiffres entre parentheses renvoient à la littérature citée p. 358.

un contenu en glucides et un métabolisme respiratoire plus élevés que les femelles au même stade. L. Ghenne (8) a suivi les variations dans le cycle vital des plantes mâles et des plantes femelles de *Mercurialis perennis,* s'attachant principalement aux fluctuations du contenu en glucides des rhizomes. Divers auteurs, Laurent (11), Sourville (13), Gillot (9) et Fouarge (5) ont présenté sur ce sujet de nombreuses observations malheureusement non concordantes. Ce fait es dû, nous semble-t-il, à ce que les auteurs ne précisaient pas suffisamment les stades auxquels se trouvaient les individus examinés ou expérimentés.

Il serait donc nécessaire, avant tout autre travail, de préciser soigneusement les étapes successives par lesquelles passent les individus de l'espèce que nous avons choisie au cours de leur existence à partir de la germination. Pour fixer ces étapes, il faut envisager les caractéristiques de la croissance et du développement. (Lysenko—12) "La croissance est un *phénomène* quantitatif d'accroissement de taille et de poids; le développement est *un phénomene qualitatif* caractérisé par une série de réajustements biochimiques internes que la plante entreprend au cours de son ontogenèse pour aboutir à la reproduction sexuée." (1)

Nous avons donc examiné très minutieusement la croissance et le développement de nombreux individus de *Mercurialis annua L.*

## Technique

Pour toutes nos expériences, nous avons employé les graines provenant d'un unique et vaste semis, réalisé à cet effet au mois de mars 1945. Nous avons pu ainsi récolter vers la fin mai une quantité considérable de graines obtenues toutes dans les mêmes conditions. Ces graines, triées, de même grosseur, ont été semées un mois plus tard, sans préparations spéciales, dans des caisses contenant du terreau, composé moitié d'humus et moitié de terre de jardin.

Nous avons constaté lors du premier semis que la germination était tres capricieuse. Aussi, nous n'avons utilisé que la première levée de graines, éliminant toutes les plantules apparaissant ultérieurement.

Les semis ont été réalisés ensuite dans diverses conditions: à l'extérieur, en serre, en cave et en chambre thermostatique avec des durées d'éclairement journalier et des températures différentes. Chaque condition sera précisée au cours de l'exposé.

Nous avons suivi attentivement la marche de ces cultures. A chaque

étape apparaissant dans le cycle biologique des plantes, nous avons prélevé des individus qui exprimaient par leur aspect morphologique et leurs divers caractéristiques l'état moyen du plus grand nombre de plantes. Les échantillons sont donc aussi semblables que possible. Ils ont même âge chronologique, même hauteur, meme nombre de noeuds, d'entrenoeuds, de feuilles, même aspect.

Cette mêthode basée sur le choix rigoureux d'un petit nombre d'exemplaires nous semble préférable à celle qui consiste à prendre au hasard un lot considérable d'individus sans distinction d'âge ou d'aspect.

L'examen morphologique et les mensurations des plantes ont été faits tous les huit jours.

## Resultats

A. *Conditions Normales.* Examinons tout d'abord la croissance et le développement de *Mercurialis annua L.* dans les conditions normales extérieures des mois d'été 1945.

L'apparition des boutons floraux a lieu lorsque la plante présente encore un aspect juvénile (21 jours aprés le semis, fig. 1) les plantules montrent outre leurs deux cotylédons, une première paire de feuilles commençant à s'étaler et une seconde enroulée et minuscule. A l'aisselle de la première paire de feuilles apparaissent des boutons de deux sortes sur pieds différents: les uns ont l'apparence d'une tête d'épingle subdivisée en cercles microscopiques—ce sont les boutons mâles; les autres ont la forme de petits plateaux discoïdaux—ce sont les boutons femelles. Seul, ce dimorphisme sexuel, invisible sur la Fig. 1, permet de distinguer les mâles des femelles, car l'aspect de l'appareil végétatif est semblable chez les individus des deux sexes.

Cette observation nous permet de rejeter les résultats antérieurs qui mettaient en évidence un dimorphisme sexuel secondaire (taille, ramifications, épaisseur de la tige) avant l'apparition du dimorphisme sexuel primaire (fleurs).

Les boutons floraux apparaissent successivement dès qu'une nouvelle paire de feuilles commence à s'étaler. Il s'en suit qu'il ne suffit pas de dire que *Mercurialis annua* est en fleurs, il faut préciser à quel noeud les observations sur les phénomènes sexuals sont faites. En effet, dans le cours normal de la croissance, l'anthèse des fleurs femelles se réalise environ huit jours après l'apparition des boutons femelles; l'anthèse des fleurs mâles quinze jours après l'apparition

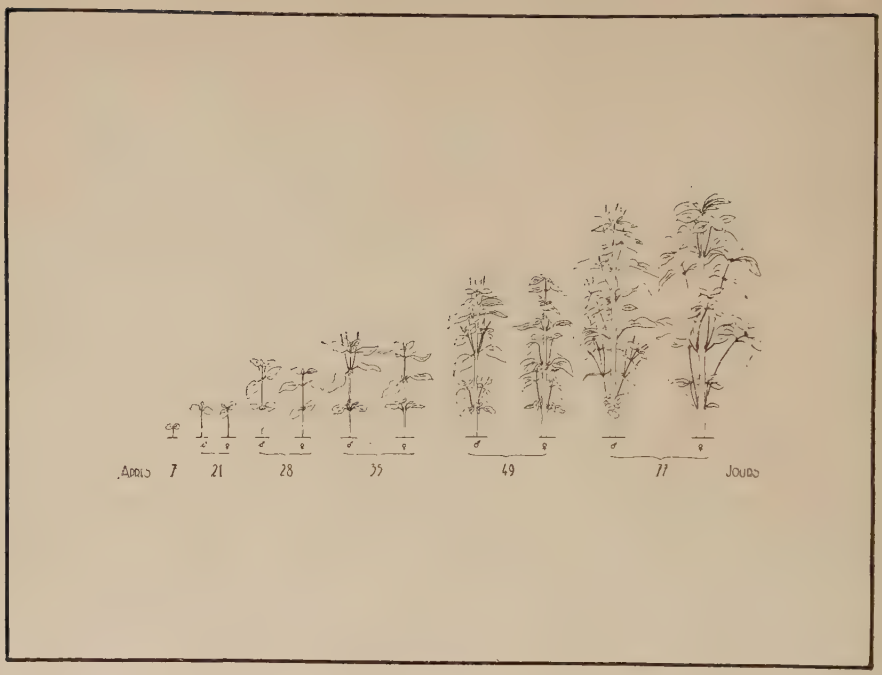



FIGURE 1
Aspect morphologique des plantes mâles et des plantes femelles à différentes étapes de leur croissance.

des boutons mâles et les graines sont formées vers le 21-ieme jour après l'anthèse des fleurs femelles (fig. 1). C'est ainsi que nous pouvons trouver des plantes qui à certains stades de croissance montrent à différents noeuds toutes les étapes de la sexualité. Dans ce présent travail, nous nous attachons aux premières manifestations extérieures de la sexualité, c'est-à-dire celles qui se réalisent au premier noeud foliare.

Si dans la figure 1, nous examinons les tailles des individus de chaque sexe, nous voyons que le 21e jour il n'y a pas de différences; après 28 jours, les mâles sont légèrement plus grands que les femelles; après 35 jours les deux sexes sont approximativement la même taille; plus tard, les femelles sont plus grandes que les mâles.

Ceci nous amène à examiner l'allure générale des courbes de croissance chez les mâles et chez les femelles (fig. 2). La courbe de crois-

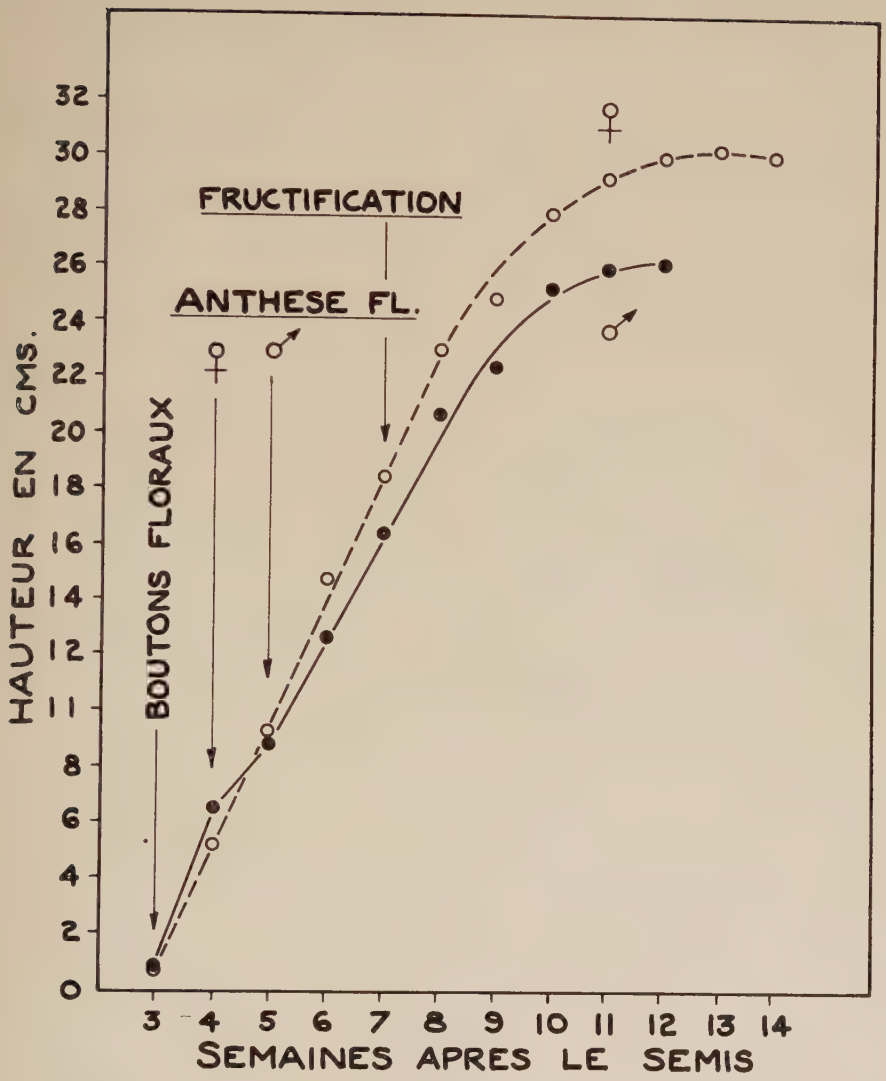



FIGURE 2

Courbe de croissance en hauteurs totales des tiges mâles et des tiges femelles de *Mercurialis annua* dans les conditions de culture normales extérieures des mois de juin à septembre 1945.

sance en hauteurs totales, construite sur un diagramme ayant en abscisses le temps exprimé en jours et en ordonnées les hauteurs exprimées en cms, nous montre qu'au début de la croissance, c'est-à-dire vers le 28e jour, les mâles sont plus grands que les femelles. Plus tard, il y a un changement dans l'allure de la courbe des plantes mâles, la croissance des mâles est ralentie tandis que celle des femelles continue au même rythme. Il en résulte que les femelles atteignent finalement une taille supérieure à celle des mâles. Disons tout de suite que nous retrouverons ce même phénomène dans toutes les courbes de croissance, quelles que soient les conditions de culture.

Ce diagramme explique clairement les divergences de vue des auteurs qui décrivent les mâles tantôt comme plus grands, tantôt comme plus petits que les femelles. Ils n'ont pas précisé à quel moment de la croissance ils avaient fait leurs observations. Ce résultat peut s'exprimer aussi en mettant en diagramme les vitesses de croissance des divers entrenoeuds des mâles et des femelles? Dans la figure 3, nous avons indiqué en abscisses les entrenoeuds suivant leur ordre d'apparition sur la plante et en ordonnées les vitesses de croissance de ces entrenoeuds exprimées en mm. par jour. On voit très clairement que la vitesse d'élongation du premier entrenoeud est plus grande chez les mâles que chez les femelles; ce qui produit la taille que nous avons toujours observée plus grande chez les mâles que chez les femelles aux premiers stades de croissance. D'un autre côté, les vitesses de croissance des autres entrenoeuds sont supérieures chez les femelles; ce qui correspond chez celles-ci à une taille finale plus grande que chez les mâles.

Ce que nous avons constaté dans la courbe des hauteurs totales, nous le retrouvons dans l'étude de la courbe des poids secs (fig. 4).

On constate aussi que le poids sec des mâles est d'abord supérieur à celui des femelles pour devenir dans la suite inférieur à celui des femelles.

En résumé, de ces premières expériences, nous dirons donc:

1°. que les boutons floraux apparaissent *d'abord* au premier noeud.

2°. que ces boutons chez les mâles et chez les femelles sont visibles 21 jours en moyenne aprés le semis.

3°. qu'avant l'anthèse des fleurs mâles au premier noeud, la taille et le poids sec des plantes mâles sont supérieurs à ceux des plantes femelles.

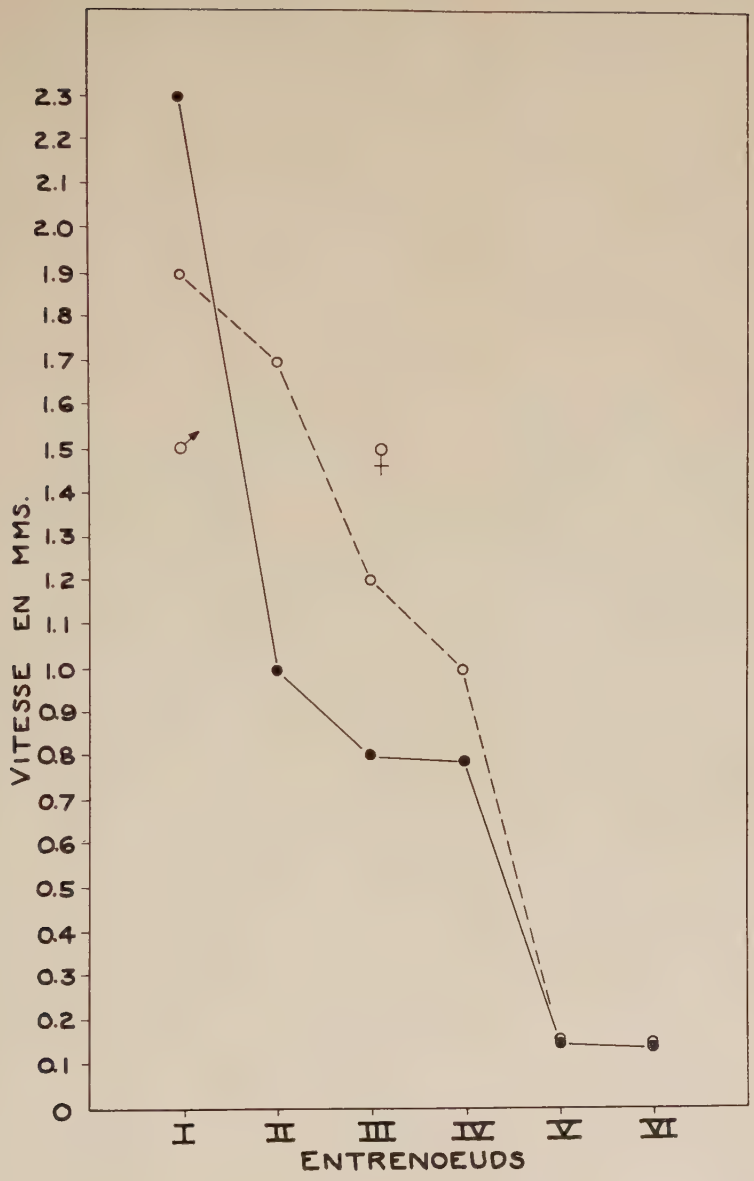



FIGURE 3

Vitesse d'élongation des différents entrenoeuds des plantes máles et des plantes femelles de *Mercurialis annua*.

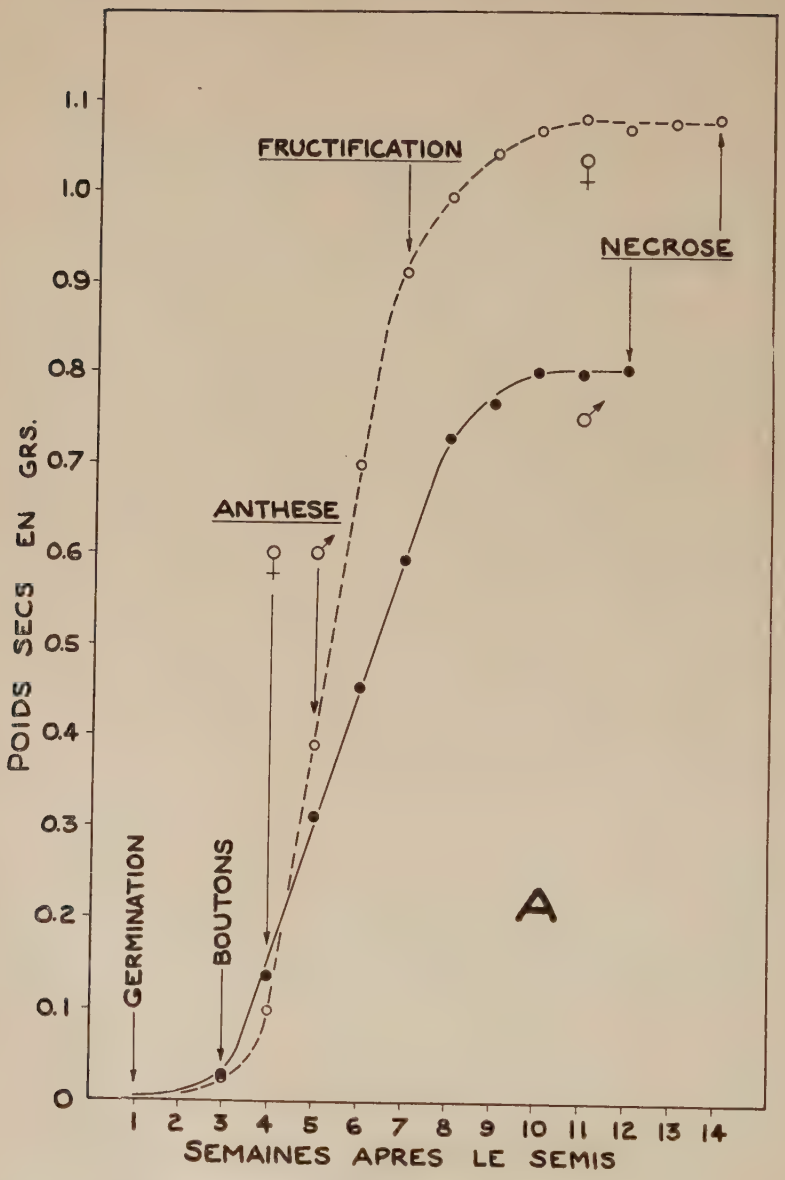



FIGURE 4

Courbe de croissance, exprimée en poids secs, des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* dans les conditions de culture normales extérieures des mois de juin à septembre 1945.

4°. que pour finir les plantes mâles se distinguent des plantes femelles par une hauteur et un poids sec plus petits.

5°. que les plantes femelles vivent plus longtemps que les plantes mâles.

B. *Conditions Modifiées.* La deuxime série d'expériences va essayer de déterminer si une modification des conditions externes n'amènerait pas une transformation dans l'allure de ces phénomènes. Parmi les facteurs externes, nous avons choisi la lumière et la température parce que ce sont les facteurs qui se sont révélés généralement les plus importants dans l'étude de la croissance et des phases de développement.

Nous avons donc réalisé des séries d'expériences où les plantes étaient soumises à des conditions variables de lumière et de température. Ces conditions et les résultats généraux sont résumés dans le tableau I. Nous avons ainsi réalisé quatre séries différentes par les conditions de culture et par les durées de lumière et les températures utilisées. A l'intérier de chaque série, nous avons soumis les plantes à des durées d'éclairement variables allant de 8 à 20 heures par jour. En outre, pour certaines séries, nous avons contrôlé la température pendant la période d'obscurité.

Le premier résultat qui saute aux yeux est que les variations des conditions expérimentales n'ont amené aucune modification dans la localisation des premiers boutons floraux: *dans toutes les séries, ces boutons restent localisés au premier noeud.* Il n'y a jamais eu de boutons floraux au noeud cotylédonnaire et d'autre part le premier noeud n'a jamais été stérile. Le tableau montre que dans une série (serre et chambre thermostatique) on obtient les boutons floraux 12 jours en moyenne après le semis, ce qui constitue un gain de 9 jours sur les plantes croissant à l'extérieur et un gain de 5 jours sur les plantes croissant en serre.

Ce résultat est-il dû à l'action de la lumière?

L'examen du tableau montre que, à l'intérieur de chaque série, les boutons floraux sont apparus en moyenne après le même nombre de jours quelle que soit la durée d'éclarement qui variait de 8 à 20 heures.

*Nous pouvons donc conclure que la durée d'éclairement n'a pas modifié le moment d'apparition des boutons floraux au premier noeud.*

Maintenant comparons les séries entre elles. Nous voyons immédiatement l'influence capitale de la température et nous pouvons même

préciser que cette action s'exerce *surtout pendant la période d'obscurité*

Comparons 3 séries semblables, c'est-à-dire les séries II, III et IV (tableau I). Nous voyons que pendant la période d'éclairement, la température est approximativement la même partout. Au contraire, les températures sont trés différentes pendant les périodes d'obscurité.

On constate que lorsque la température est de 10° C. pendant la période d'obscurité, les premiers boutons floraux n'apparaissent que 26 jours aprés le semis, c'est-à-dire 9 jours plus tard que lorsque cette température est de 14° C.. Au contraire quand la température est de 23° C. pendant la période d'obscurité, les boutons floraux apparaissent aprés 12 jours soit respectivement 5 jours et 14 jours plus tôt que dans les séries avec les températures nocturnes de 14° C. et de 10° C..

Dans la série, serre et chambre thermostatique (série IV), nous constatons en outre que la température élevée pendant la période d'obscurité réduit le nombre de jours à 12 lorsque sa *durée d'action est au moins de 6 heures*. Si la température nocturne n'agit que pendant 4 heures, on obtient un chiffre qui se rapproche de la série II.

Voyons maintenant si la modification des facteurs externes amène des perturbations dans les courbes de croissance exprimée en taille et en poids sec chez les mâles et chez les femelles.

Nous avons réalisé l'étude de ces courbes de croissance dans 5 conditions indiquées dans le tableau II. Les lettres A.B.C.D.E. des diverses séries sont reprises dans les diagrammes de la fig. 5 (croissance en hauteurs totales).

On constate que les diverses conditions n'ont pas modifié l'allure générale des courbes de croissance. On retrouve dans chaque série que les mâles sont d'abord plus grand que les femelles et qu'après l'anthèse des fleurs mâles, les femelles sont au contraire plus grandes que les mâles; elles atteignent une taille finale plus élevée et elles vivent plus longtemps.

Cette persistance des caractéristiques respectives des mâles et des femelles s'observe également dans les mesures de poids secs.

Nous n'entrerons pas ici dans le détail de l'analyse de ces courbes qui montrent encore d'autres points intéressants comme, par exemple, leur rapprochement ou leur écartement.

TABLEAU I.

APPARITION ET LOCALISATION DES PREMIERS BOUTONS FLORAUX SOUS DIFFERENTES CONDITIONS DE TEMPERATURE ET DE LUMIÈRE

| CONDITIONS EXPERIMENTALES A PARTIR DU SEMIS | | | | | | RESULTATS | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Series | Conditions de Culture | Heures D'Eclairement Quotidien | Heures D'Obscurité Quotidienne | Temperature Diurne | Temperature Nocturne | Localisation Des Premiers Boutons Floraux | Nombre de Jours Pour L'Apparition des 1e Boutons Floraux | |
| I | Exterieur | 17 | 7 | 21°6 | 11°8 | 1e noeud | 21 | 21 |
| | | 14 | 10 | | | | 21 | |
| | | 12 | 12 | | | | 21 | |
| | | 10 | 14 | | | | 21 | |
| | | 9 | 15 | | | | 21 | |
| | | 8 | 16 | | | | 21 | |
| II | Serre | 20 | 4 | 26°4 | 14°3 | 1e noeud | 17 | 17 |
| | | 18 | 6 | | | | 17 | |
| | | 14 | 10 | | | | 17 | |
| | | 12 | 12 | | | | 17 | |
| | | 10 | 14 | | | | 18 | |
| | | 8 | 16 | | | | 17 | |
| III | Serre (lumière) et Cave (obscurité) | 20 | 4 | 24°3 | 10° | 1e noeud | 26 | 26 |
| | | 18 | 6 | | | | 25 | |
| | | 14 | 10 | | | | 27 | |
| | | 10 | 12 | | | | 26 | |
| IV | Serre (lumière) et Chambre Thermostatique (obscurité) | 20 | 4 | 24°3 | 23° | 1e noeud | 15 | 15 |
| | | 18 | **6** | | | | **12** | 12 |
| | | 14 | 10 | | | | 12 | |
| | | 10 | 12 | | | | 12 | |

TABLEAU II.

TAILLES FINALES ET POIDS SECS FINAUX OBTENUS SOUS DIFFERENTES CONDITIONS DE TEMPERATURE ET DE LUMIÈRE

| Series | Conditions de Culture | Heures D'Eclairement Quotidien | Heures D'Obscurité Quotidienne | Temperature Diurne | Temperature Nocturne | Tailles Finales en Cms. ♂ | Tailles Finales en Cms. ♀ | Poids Secs Finaux en Grs. ♂ | Poids Secs Finaux en Grs. ♀ |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| A | Exterieur | 14-17 | 7-10 | 21°6 | 11°8 | 26.4 | 30.4 | 0.8112 | 1.0847 |
| B | Exterieur | 9 | 15 | 21°6 | 11°8 | 20.5 | 22.1 | 0.3602 | 0.6267 |
| C | Serre | 14-17 | 7-10 | 26°4 | 14°3 | 16.5 | 19.8 | 0.3597 | 0.4910 |
| D | Serre | 12-14 | 10-12 | 29°3 | 17°2 | 20.6 | 23.6 | 0.3281 | 0.5419 |
| E | Serre (lumière) et Chambre Thermostatique (obscurité) | 18 | 6 | 24°3 | 23° | 22.8 | 24.7 | 0.3402 | 0.4756 |

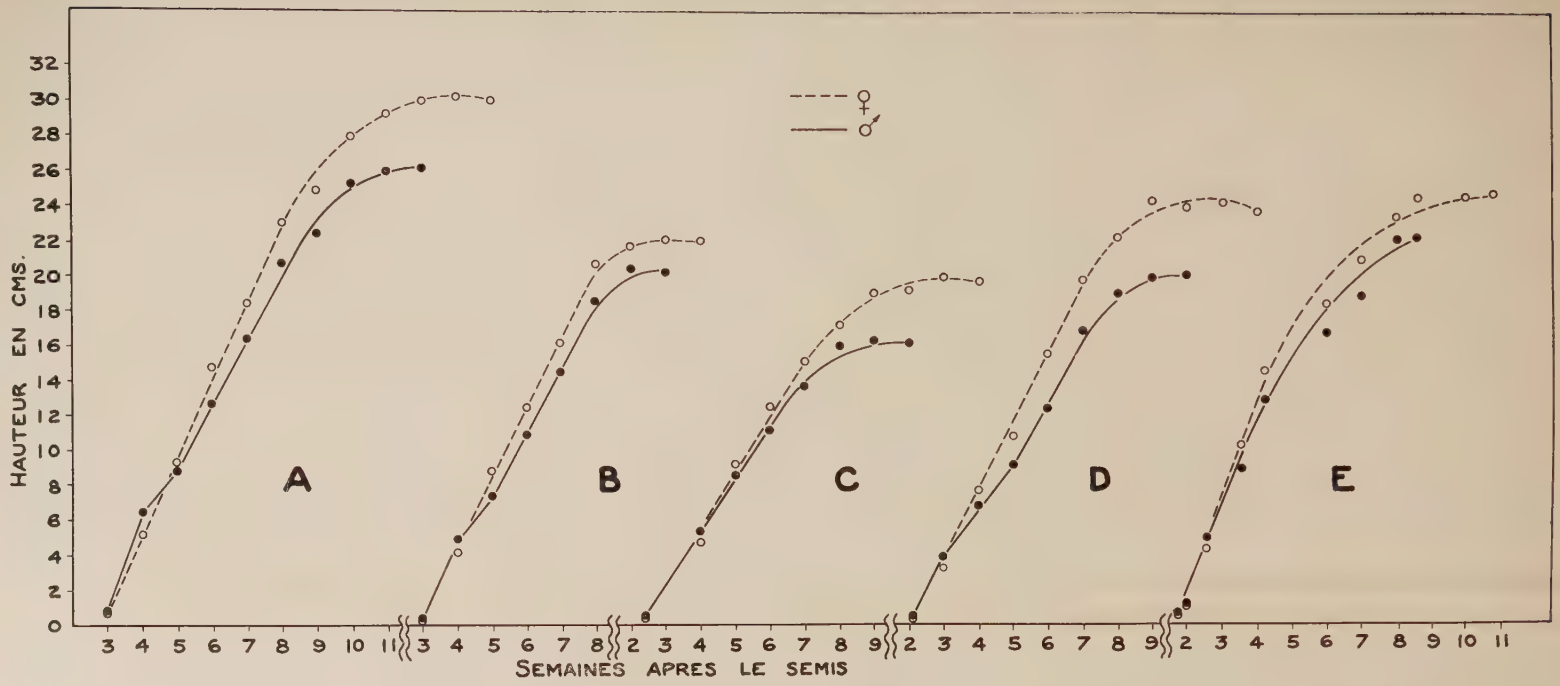



FIGURE 5

Courbes de croissance en hauteurs totales (mesurées à partir du noeud cotylédonnaire) des tiges des mâles et des femelles de *Mercurialis annua* sous differentes conditions de culture. Pour le détail de ces conditions (A, B, C, D, E) voir le tableau II.

## Discussion

Nos expériences montrent que le dimorphisme sexuel primaire chez les plantes mâles et chez les plantes femelles de *Mercurialis annua* s'accompagne d'un dimorphisme sexuel secondaire. Les mâles commencent à se distinguer par une taille légèrement plus grande que les femelles, puis, ils ont une taille finale moins élevée, des ramifications latérales moins abondantes, une couleur verte de feuilles plus pâle et un poids sec final plus petit que chez les femelles. De plus les mâles ont une vie plus courte que celles des femelles. Comme R. Bouillenne et Mme. Bouillenne-Walrand l'ont montré, ces différences doivent être mises en rapport avec un métabolisme différent chez les mâles et chez les femelles.

Le fait que ce dimorphisme sexuel secondaire ne se manifeste qu' après l'anthèse des fleurs et que les caractères sexuels primaires apparaissent à un stade très juvénile des plantules, semble indiquer, pensons-nous, que les caractères sexuels secondaires chez *Mercurialis annua* se trouveraient sous la dépendance des caractères sexuels primaires.

Cette conception est confirmée par le fait que les différences profondes dans les conditions de culture n'ont pas amené de modifications importantes dans l'allure des courbes générales de croissance des mâles et des femelles. L'allure de ces courbes de croissance semble être sous la dépendance de facteurs internes auxquels nos conditions expérimentales n'ont pas touché.

De plus, l'accélération dans le temps d'apparition des boutons floraux nous paraît être due à une action des facteurs externes sur la croissance de *Mercurialis annua L.* et non sur son développement, car les premiers boutons floraux, quelles que soient les conditions, restent strictement localisés au premier noeud.

Nos résultats mettent en évidence un point très important: l'action accélératrice de la température pendant la période d'obscurité sur le moment d'apparition des fleurs.

Cette action, qui doit au moins durer 6 heures, indique aussi que nous avons agi sur la croissance, et vraisemblablement sur la croissance par multiplication cellulaire, car l'action de la température n'est décisive que pendant la période d'obscurité, moment où l'on sait que les mitoses cellulaires sont les plus intenses chez les végétaux.

Ces conclusions nous conduisent à critiquer la subdivision des plantes en plantes à longs jours, plantes à courts jours et plantes

indifférentes, telle qu'elle a été présentée par GARNER et ALLARD (6 et 7) et telle qu'elle est utilisée encore à l'heure actuelle dans de nombreux travaux traitant du photopériodisme chez les végétaux. Pour ces auteurs, les plantes à longs jours sont celles où le moment de la floraison est hâté quand on augmente la durée d'éclairement journalier. Les plantes à courts jours, au contraire fleurissent moins rapidement si la durée d'éclairement journalier est trop prolongée. Les plantes indifférentes sont celles qui, dans de larges limites, sont insensibles pour leur floraison à la durée d'éclairement.

Comme nous l'avons dit, nos expériences montrent que la température pendant la période d'obscurité diminue le délai d'apparition des fleurs et que cela semble dû à une action sur la croissance: nous n'avons pas touché au développement.

GARNER et ALLARD ainsi que de nombreux auteurs de ces derniéres années n'établissent pas de maniére claire la valeur de leurs résultats. Nulle part dans leurs travaux, on ne trouve de précisions sur la localisation des fleurs lorsque l'apparition de celles-ci est hâtée par l'action d'un certain photopériodisme. Ainsi par exemple, nous ne savons pas si dans leurs expériences ils ont réussi à faire apparaitre des fleurs au 5e noeud foliaire d'une plante qui normalement n'en montre qu'au 10e, ce qui prouverait qu'ils ont agi sur le développement.

Il nous semble qu'il conviendrait de réagir contre cette confusion encore trop fréquente. Pour cela, suivant l'exemple de CAJLAHJAN (4), BONNER et HAMNER (10) qui ont réussi à mettre en évidence la présence d'hormones de floraison chez les végétaux, nous proposons de réserver le nom de "plantes à longs jours" aux plantes qui ne fleurissent pas si la durée d'éclairement journalier est insuffisante et le nom de "plantes à jours court" aux plantes qui ne fleurissent pas si elles sont soumises à une durée d'éclairement journalier trop prolongée.

## RÉSUMÉ

Ce travail nous a permis de soulever quelques questions qui nous semblent intéressantes dans les problèmes posés par le cycle vital des mâles et des femelles de *Mercurialis annua:*

1) Il y a une évolution différencielle des courbes de taille et de poids secs des plantes mâles et des plantes femelles, courbes qui changent d'allure à partir du moment de la formation des boutons floraux;

2) Les mâles sont plus grands et pèsent plus que les femelles au début de la floraison;

3) Les mâles diminuent leur vitesse de croissance à partir de l'anthèse de leurs fleurs (vers le 35e jour après le semis). Vers le même moment, le poids sec des plantes femelles devient plus élevé que celui des plantes mâles. Ce caractère se maintient jusqu'à la fin de la végétation.

4) L'avantage temporaire des mâles est en coincidence avec les caractéristiques du 1r entrenoeud de la tige.

5) Les conditions extérieures de culture ont été modifiées systématiquement en ce qui concerne surtout la température et la durée d'éclairement.

6) Ces conditions n'ont pas modifiés le régime de la maturation sexuelle des mâles et des femelles qui a toujours été réalisé sur le premier noeud de la tige.

7) Elles ont modifié la vitesse de l'apparition des boutons floraux dans les deux sexes.

8) Les conditions qui ont diminué de 21 jours à 12 jours le temps nécessaire à la formation des boutons floraux sont une température élevée administrée durant la période d'obscurité pendant au moins 6 heures.

9) Les plantes femelles ont une longévité plus grande que les plantes mâles.

Je tiens à remercier vivement Monsieur le Professeur R. Bouillenne qui s'est intéressé très activement à l'élaboration de ce travail.

## Littérature Citée

1. Bouillenne, R. 1946. Cours de Phytobiologie.
2. Bouillenne, R. & M. 1930. La sexualité et les oxydations cellulaires chez *Mercurialis annua*. (*Bull. Acad. royal Belg.*, **17**, p. 1047)
3. ————. 1931. Oxydations respiratoires et teneur en sucre dans les deux sexes de *Mercurialis annua*. (*Classe des Sc.*, **18**, p. 980)
4. Cajlahjan. 1936. On the hormonal theory of plant development. (*Doklady Ac. Sc. U. R. S. S.*, **3**, p. 442)
5. Fouarge, M. 1931. Observations sur la croissance de *Mercurialis annua*. (*Thèse doctorat, Inst. Bot., Univ. de Liège*)
6. Garner & Allard. 1920. Effect of the relative length of day and night and other factors of the environment on growth and reproduction in plants. (*Jour. Agric. Res.*, **18**, p. 353)
7. ————. 1923. Further studies in photoperiodism; the response of the plant to relative length of day and night. (*Jour. Agric. Res.*, **23**, p. 871)

8. Ghenne, L. 1933. Etude des phénomènes de la croissance et du mètabolisme différentiels chez les males et les femelles de *Mercurialis perennis*. (*Thèse doctorat, Inst. Bot., Univ. Liège*)

9. Gillot. 1924. Remarques sur le déterminisme du sexe chez *Mercurialis annua*. (*C. R. Ac. Sc.*, **178**, p. 1995)

10. Hamner & Bonner. 1938. Photoperiodism in relation to hormones as factors in floral initiation and development. (*Bot. Gaz.*, **100**, p. 388)

11. Laurent. 1906. Une nouvelle hypothèse sur le déterminisme du sexe. (*C. R. Ass. Fr. Av. Sc. 35e session*, p. 413)

12. Lysenko. 1928. *Trud. Azerbaidz. Stat.*, **5**, p. 1-168.

13. Souville. 1925. Observations sur le dimorphisme sexuel de *Mercurialis annua*. (*Rev. gén. Bot.*, **37**, p. 434)

# TUBÉRISATION ET AUXINE

par **Paul DEUSE**

*Assistant à l'Université de Liège.*
*Licencié en sciences botaniques.*

La tubérisation des tiges et des racines présente un problème en soi, différent, semble-t-il, des questions de croissance. Dans toute tubérisation on constate un changement du sens d'élongation des cellules ainsi qu'une multiplication cellulaire. Ce n'est pas une multiplication cellulaire méristématique comme celle qui se produit aux extrémités des tiges et des racines. D'autre part, il ne s'agit pas non plus d'une multiplication normale résultant de l'activité d'un cambium.

De quelle nature est l'influence qui provoque le changement du sens d'élongation et la prolifération de cellules plus abondantes que la normale et engage certaines d'entre elles dans un mécanisme physiologique d'accumulation de réserves ?

Nous nous sommes attachés, dans ce travail, à rechercher si l'auxine, présente dans les cellules des plantes était impliquée dans ce phénomène.

* * *

De nombreux auteurs ont travaillé ce problème.

E. Laurent en 1888 (20) montre le premier qu'il est possible d'obtenir des tubercules sur des tiges aériennes de Pomme de terre coupées et plongées dans une solution de saccharose suffisamment concentrée.

Noël Bernard en 1902 (3, 4) confirme ces premiers résultats ; il introduit des tranches de Pomme de terre dans des solutions de substances variées à différentes concentrations ; ces solutions contiennent toutes des sucres. Les tubercules se forment seulement dans les cas où la solution a une concentration moléculaire bien déterminée.

Plus tard N. Bernard en 1904 (5) et Magrou en 1921 (22) travaillant tous deux sur les Orchidées et sur la Pomme de terre, font ressortir que la téburisation est une conséquence de la symbiose des racines de ces plantes avec des champignons du type des mycorhizes. Le début de l'infection coïncide avec le début de la tubérisation. Ils considèrent que ces champignons agissent par une modification chimique de la sève et une augmentation de la pression osmotique de celle-ci.

Selon eux, la tubérisation est fonction d'une concentration moléculaire critique en dessous de laquelle le phénomène ne serait pas possible. La nature des substances du milieu de culture aurait moins d'importance que leur concentration.

Molliard (1915-1920) (23, 24) aborde le même problème : une élévation de la teneur en sucres favorise la formation des tubercules, mais contrairement aux résultats de N. Bernard, il a pu obtenir une tubérisation en milieu aseptique dans un éclairement approprié, et dans des milieux nutritifs très pauvres.

Mc. Clelland en 1928 (12) s'attache plus spécialement à l'action de la lumière et prouve que celle-ci est très importante. Toutefois elle donne des résultats variables suivant les espèces et variétés d'une même espèce.

Hamner et Long en 1939 (17) montrent que le phototropisme a une influence sur la tubérisation de *Helianthus tuberosus*. Ce sont les courtes périodes d'éclairement qui sont les plus favorables. Cette action serait perçue par les feuilles et transportée à la partie souterraine par une substance du type hormonal.

Il ressort de ces différents travaux que la photosynthèse joue un rôle des plus importants dans le mécanisme de la tubérisation ; mais les glucides ne sont pas considérés comme les agents spécifiques du phénomène. Il s'agit simplement d'un seuil de concentration.

D'autres auteurs mettent l'accent sur l'influence de substances déterminées. Ainsi Richter dès 1903 (29) constate que le gaz d'éclairage inhibe la croissance en longueur et favorise la croissance en largeur des tissus végétaux.

Dostal en 1941 (14, 15) prouve que l'éthylène induit la tubérisation de *Scrofularia* et de *Circaea*, mais constate que la morphogénèse diffère suivant les espèces : alors que chez *Scrofularia* on observe la formation d'entre-nœuds courts et gros, chez *Circaea* au contraire pour une concentration semblable d'éthylène, les entre-nœuds restent longs et minces.

L'action de l'éthylène étant fort semblable à celle des auxines, certains auteurs comme Lefevre en 1938 (21) et Gautheret en 1942 (16) attribuent à l'auxine le rôle primordial dans la tubérisation.

Depuis la découverte des auxines, l'essor de la théorie des hormones de croissance a fait intervenir les auxines dans tous les phénomènes de corrélations. Ainsi dans la question de l'inhibition des bourgeons axillaires, Thimann et Skoog en 1933 (30) crurent que l'auxine en était responsable, mais les travaux de P. Prevot en 1939 (28) ont démontré que le facteur actif n'était pas l'auxine. De même, dans le problème de la néoformation radiculaire, le travail de Thimann, Koepkfli et Went en 1938 a postulé que la substance responsable serait identique à l'auxine, mais les récents travaux de R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand en 1939 (8), J. Moureau en 1940 (25) et L. Delarge en 1941 (13) ainsi que celui de Went prouvent qu'un des facteurs responsables est une hormone différente de l'auxine, appelée rhizocaline par Bouillenne et Went déjà en 1933 (10).

A. Willam en 1939 (35) a montré que l'hétéroauxine appliquée en certaines concentrations sur des plantules de Betterave cultivées en solutions nutritives améliore non seulement leur vigueur mais aussi le gradient de tubérisation ; le poids frais et la teneur en sucres de la racine sont également augmentés.

Cependant Podesva en 1941 (27) constate que l'hétéro-auxine seule ne peut expliquer la tubérisation de *Beta*, *Raphanus* et *Brassica*. Ses diverses expériences

l'amènent à mettre en évidence qu'en plus de l'auxine, les feuilles produisent une autre substance qui serait responsable de la formation des tubercules. Il en arrive ainsi à l'idée d'une hormone de tubérisation qu'il essaie de caractériser.

* * *

L'hypothèse de Podesva affirmant l'existence d'une hormone de tubérisation correspond à notre façon de voir. Cependant sa démonstration ne nous paraît pas encore suffisamment objective, et selon nous, il reste à mettre au point clairement que les auxines n'ont pas d'action dans le phénomène, Nous avons pensé qu'il serait utile de suivre l'évolution de la concentration en auxine au cours du cycle végétatif de plantes tubérisées. S'il se produisait une augmentation de la teneur en auxine en coïncidence avec le début de la tubérisation, nous serions portés à suggérer que les auxines y sont impliquées. C'est ce que nous avons tenté d'élucider dans le présent travail.

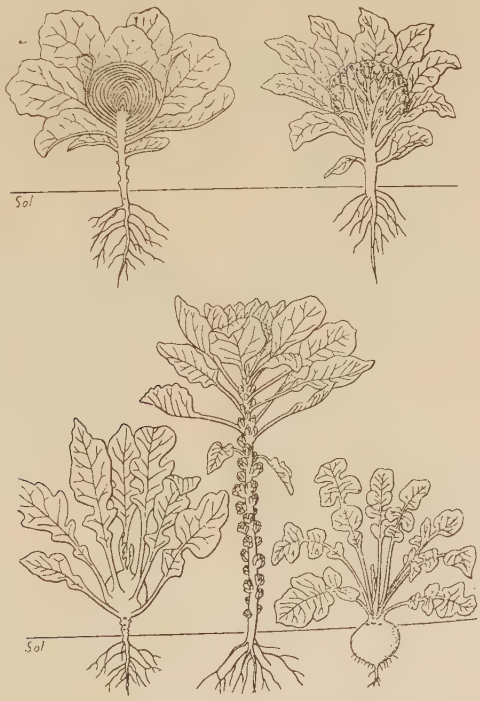



Fig. 1. — Cinq variétés de choux au moment de leur tubérisation : chou pommé, chou-fleur, chou-rave, chou de Bruxelles et chou navet. (D'après A. Gravis).

Nous avons choisi comme matériel l'espèce *Brassica oleracea* L, dont la plupart des variétés cultivées présentent des formes diverses de tubérisation. Nous avons

examiné et suivi cinq variétés ; 1) Chou-rave (*Br. ol. caulo-rapa* D. C.) où la tige prend une forme tubérisée.

2) Chou-navet (*Br. ol. campestris* L. où c'est la racine qui tubérise.

3) Chou de Bruxelles (*Br. ol. bullata* D. C.) où tige et racine restent normales mais où les bourgeons axillaires prennent un développement considérable.

4) Chou frisé (*Br. ol. acephala*) où le bouquet foliaire est le siège d'une prolifération considérable.

5) Chou pommé (*Br. ol. capitata* L.) dans lequel le bourgeon terminal s'hypertrophie.

Nous n'avons pas abordé l'étude du Chou-fleur bien que l'inflorescense semble subir une sorte de gonflement considérable.

Nous avons employé la méthode « standard » de Went (33) pour les dosages d'auxine. On sait que, pour pouvoir comparer entre elles des teneurs en auxine, il est absolument nécessaire d'utiliser toujours la même variété d'Avena.

La variété « Victoire » conseillée par Went s'obtenait en Suède avant la guerre. Notre réserve était épuisée en 1942, nous avons dû rechercher parmi les variétés disponibles en Belgique, celle qui donnait les meilleurs résultats. C'est la variété « Espoir » de Gembloux (*) que nous avons choisie.

Pour fixer le régime de courbure de cette variété, nous avons utilisé les concentrations suivantes d'hétéro-auxine 13,25 $\gamma$ ‰, 26,5 $\gamma$ ‰, 53 $\gamma$ ‰, et 106 $\gamma$ ‰. La concentration limite de nos tests, est d'environ 10°. Une concentration de 13,25 $\gamma$ ‰ donne en effet une courbure moyenne de 3°.

La méthode d'extraction employée est celle de Van Overbeek (31) modifiée par Van Overbeek et Bonner (32) et employée par R. et M. Bouillenne (8) en 1939 ; elle semble être la plus complète et la plus régulière : Oppenoorth (26) 1941.

Nous avons extrait et dosé l'auxine des différentes variétés de Choux : Chou Rave, Chou Navet, Chou frisé, Chou pommé, et Chou de Bruxelles à différents moments de leur cycle végétatif. Le poids d'échantillon prélevé était d'environ 3 grammes ; il a pu cependant pour quelques cas, varier de 1 à 50 grammes.

## RÉSULTATS EXPÉRIMENTAUX

### A. Chou Rave.

Dans le développement du Chou Rave, nous avons observé deux stades caractéristiques : le premier s'étendant depuis la germination de la graine jusqu'à l'apparition des 16 premières feuilles coïncidant avec le début de tubérisation, soit 80 à 90 jours après le semis ; le deuxième stade comprend tout le déroulement des phénomènes de tubérisation et se termine avec la végétation de la première année. Il est

(*) Cette variété nous fut envoyée par Mr. le Professeur Lathouwers de l'Institut Agronomique de l'État à Gembloux, à qui nous adressons nos plus vifs remerciements.

curieux de constater que le début de la tubérisation coïncide avec l'apparition de la seixième feuille comme dans la Betterave ainsi que l'ont démontré Bouillenne, Kronacker et de Roubaix 1940 (9).

Fig. 2. — Les premiers stades de développement du chou-rave depuis la germination jusqu'au début de la tubérisation.

Nous avons recherché si dans ces deux stades de développement il n'y avait pas un moment où le Chou Rave présente des teneurs en auxine différentes des concentrations, habituellement rencontrées dans les tissus végétaux.

Les résultats obtenus sont indiqués au tableau I.

On peut tirer du tableau I les conclusions suivantes :

1) Les graines sèches contiennent de l'auxine (40 $\gamma$ ‰).

2) les graines ayant trempé 24 heures dans l'eau contiennent de l'auxine en concentration voisine de celle montrée par les graines sèches. Si l'on compare les deux résultats, il semble qu'il y ait déjà eu utilisation de l'auxine pour les premières manifestations de la croissance.

3) une fois que la plante a deux cotylédons, et cela jusqu'au moment de la tubérisation, l'auxine n'est plus dosable par notre méthode. Ces résultats signifient-ils, ainsi que le pensent Avery et La Rue (1), qu'il peut y avoir croissance et allongement des parties jeunes des plantes sans la présence d'auxine ?

Nous ne le pensons pas. Nous imaginons plus vraisemblable d'admettre que la réserve d'auxine des graines a été épuisée par les plantes en voie d'allongement et que les quantités formées dans le bourgeon sont utilisées immédiatement pour l'élongation des portions jeunes de la plante.

En effet la présence de l'auxine a été démontrée dans tous les bourgeons en voie de croissance et il ne nous parait pas douteux que les bourgeons terminaux de nos jeunes plantes en contiennent aussi. Pour retrouver de l'auxine, peut-être aurions-

TABLEAU I

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Rave en rapport avec ses différents stades de développement.

| STADES | DATES | POIDS FRAIS en grammes | DÉVIATION | CONCENTRATION en γ par kg. frais |
|---|---|---|---|---|
| graines sèches | 10-4-42 | 3 | 13°3 | 42 |
| graines humidifiées | 23-4-42 | 3 | 10°7 | 36 |
| 2 cotylédons | 10-7-42 | 2,950 | — | — |
| 2-3 feuilles | 28-7-42 | 7,852 | — | — |
| 8-10 feuilles | 19-8-42 | 3,550 | 1°7 | — |
| 16 feuilles | 15-9-42 | 3,300 | 0°8 | — |
| 20 feuilles | | | | |
| tranches de tubercules | 16-6-42 | 3,150 | 6°4 | 25 |
| idem | 18-6-42 | 3,800 | 6°9 | 20 |
| feuilles | 18-6-42 | 5,500 | 0°7 | — |
| racines | 18-6-42 | 3,500 | — | — |
| 25-30 feuilles | | | | |
| tranches de tubercules | 25-6-42 | 5,870 | 5°8 | 25 |
| idem | 25-6-42 | 4,200 | 4°3 | 20 |
| feuilles | 23-6-42 | 3,490 | 2° | — |
| racines | 23-6-42 | 3,500 | — | — |
| 30 feuilles | | | | |
| tranches de | 16-7-42 | 4,700 | 6° | 14 |
| tubercules | 16-7-42 | 5,050 | 4° | 10 |

nous dû utiliser les sommets méristématiques d'un plus grand nombre de plantules afin de dépasser le seuil de réaction à l'auxine de la variété d'avoine utilisée dans ce travail. Cependant notre problème n'était pas de retrouver les quantités d'auxine existant dans les plantules, mais bien de rechercher les fluctuations dans les teneurs en auxine en rapport avec les phénomènes de tubérisation.

Les résultats de nos dosages sont à mettre en parallèle avec ceux trouvés par LAIBACH et MEYER en 1935 (19) chez *Zea Mays*. Ces auteurs ont observé une diminution de la concentration en auxine depuis le stade graine sèche jusqu'à celui de la plante adulte. La concentration en auxine passe de 133° à 0°. Ce n'est qu'au moment de la sexualisation de la plante que la concentration augmente. Ils observent un phénomène analogue chez *Helianthus annuus*.

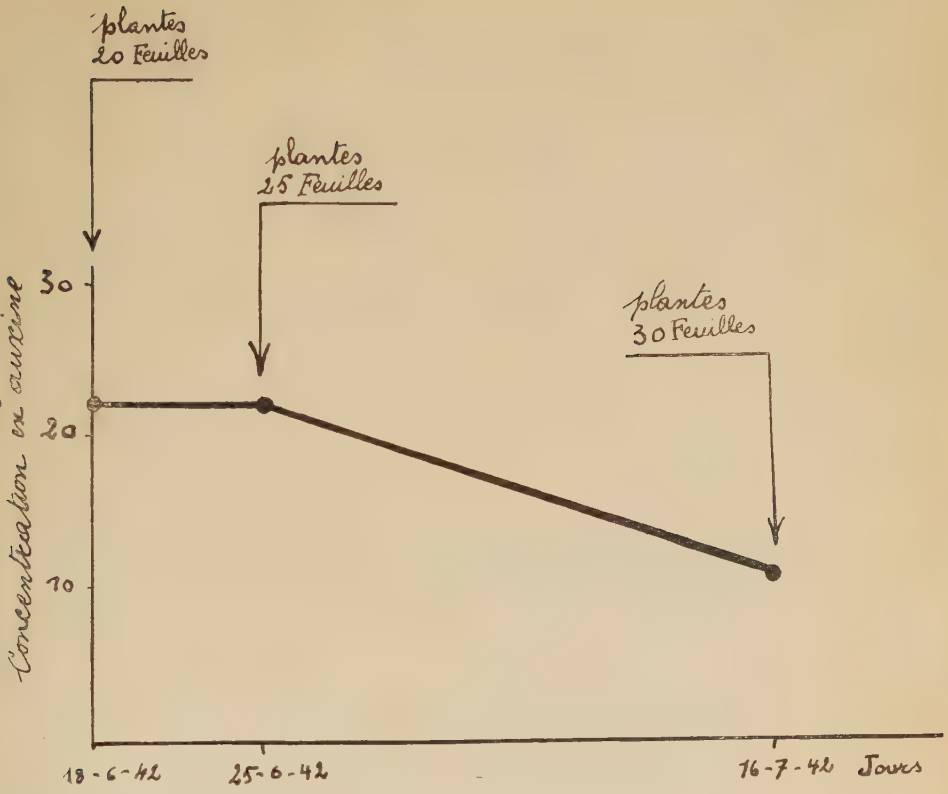



FIG. 3. — Diagramme montrant la variation du contenu en auxine des tubercules de chou-rave en rapport avec le nombre de feuilles.

4) Une fois le tubercule formé, après le stade des 16 feuilles, le Chou Rave présente de l'auxine en concentration assez considérable. On trouve de 24 à 30 $\gamma$ ‰ dans les tissus du tubercule. Cette concentration diminue au fur et à mesure que le tubercule s'accroît : après 4 mois de végétation, on en retrouve encore 10 à 14 $\gamma$ ‰.

Cette teneur ne peut cependant pas être considérée comme une accumulation pouvant expliquer le phénomène de tubérisation, car dans la plupart des plantes, une teneur en auxine de l'ordre de 25 $\gamma$ ‰ n'est pas une exception. Des concentrations de 20 à 100 $\gamma$ ‰ sont des contrations normales. KOGL, ERXLEBEN et HAAGEN-SMIT en 1934 (18) citent même des chiffres allant jusque 4 mgr. dans des embryons d'orge.

B. CHOU NAVET

Tout comme le Chou Rave, le Chou Navet présente deux étapes dans son cycle végétatif : 1) depuis la graine jusqu'à l'apparition de la tubérisation qui se déclanche ici à la treizième feuille, 3 mois après le semis.

FIG. 4. — La première étape de développement du chou-navet depuis la germination jusqu'à sa tubérisation à la treizième feuille.

2) une étape que nous avons appelée étape de tubérisation et qui se situe depuis l'apparition de la treizième feuille jusqu'à la fin de la première année de la végétation.

Nous avons fait les dosages d'auxine comme précédemment. Les résultats sont consignés dans le tableau II.

TABLEAU II

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Navet en rapport avec ses différents stades de développement.

| STADES | DATES | POIDS FRAIS en grammes | DÉVIATION | CONCENTRATION en γ par Kg frais |
|---|---|---|---|---|
| Graines sèches | 31-3-34 | 3 | 21°2 | 52 |
| graines humidifiées | 23-4-43 | 3 | 2°5 | 12 |
| 2 cotylédons | 7-7-43 | 3,610 | 2°3 | 5 |
| 3 feuilles | 28-7-43 | 8,930 | — | — |
| 5-6 feuilles | 26-8-43 | 3,900 | 1°7 | — |
| 12 feuilles | 1-9-43 | 4,150 | — | — |
| PLANTES TUBÉRISÉES | | | | |
| tubercule 10 gr. | 19-6-43 | 5,100 | — | — |
| tubercule 40 gr. | 16-7-43 | 3.750 | — | — |
| tubercule 465 gr | 2-9-43 | 44,750 | — | — |
| racines | — | 4,075 | 1°2 | — |
| tige | — | 4,150 | 0°5 | — |

Les graines de Chou Navet possèdent une teneur en auxine comparable à celle des graines sèches du Chou Rave. Les graines ayant séjourné dans l'eau montrent très peu d'auxine libre comme si les premiers processus du réveil en avaient utilisé la plus grande partie.

Au stade deux cotylédons, nous avons décelé un peu d'auxine : 5 $\gamma$ ‰, mais à partir de ce moment, nous n'avons plus trouvé d'auxine dosable par notre méthode. Ici, comme dans le Chou Rave il semble que la plante utilise immédiatement pour sa croissance l'auxine photosynthétisée. Ces résultats se rapprochent également de ceux publiés par Laibach et Meyer (l. c.).

Les résultats obtenus dans les plantes tubérisées montrent que ni dans le tout jeune tubercule, ni dans le tubercule bien formé, ni dans le diverses parties du tubercule adulte, on ne trouve d'auxine.

Ce résultat est en contradiction nette avec celui donné par les tiges de Chou Rave tubérisées. Au premier abord, il parait déconcertant, mais si l'on songe qu'il s'agit ici d'une racine et non d'une tige, les résultats sont plus compréhensifs : on sait en effet que les racines contiennent normalement très peu d'auxine $10^{-11}$ mol. par rapport aux tiges $10^{-6}$ à $10^{-7}$ mol.

Nous pouvons donc conclure que la tubérisation du Chou Navet ne s'accompagne pas d'une accumulation d'auxine dans les parties en voie de gonflement et qu'il ne s'y trouve pas plus d'auxine que dans les autres parties de la plante.

Lefevre en 1938 prétend avoir trouvé dans le tubercule du Chou Rave comme dans la racine du Chou Navet des concentrations en auxine de l'ordre de $10^{-4}$ du poids frais. La méthode employée par cet auteur est une méthode chimique mise au point pour le dosage de l'acide indol-3-acétique en tant qu'acide et non en tant qu'hormone. Dans nos expériences, nous n'avons jamais trouvé de concentrations aussi fortes, bien que nous ayons pris la précaution de faire nos dosages plusieurs fois et sur des quantités diverses de matériel frais.

### C. Chou vert frisé.

Cette variété ne présente pas au cours de sa végétation, de tubérisation de tige ou de racine. Cependant dès qu'elle atteint ses seize feuilles, 80 à 90 jours après le semis, on constate une nette augmentation dans le nombre des feuilles qui deviennent de plus en plus grandes et frisées : il se produit donc au stade des seize feuilles un phénomène qui augmente notablement le nombre et la surface des parenchymes foliaires.

Cette activité dans la formation du bouquet foliaire est, à notre avis, le parallèle de l'accroissement en largeur de la tige du Chou Rave et de la racine du Chou Navet : on peut l'assimiler à une étape de tubérisation.

Nous avons effectué les dosages sur les graines, les plantules et les plantes adultes.

Les résultats sont exposés au tableau III :

On voit que les graines sèches contiennent de l'auxine en quantité notable, que celle-ci disparait au cours de la germination et ne réapparait plus en quantité notable durant tout le développement de cette variété. On ne peut donc établir de relation entre la teneur en auxine et le phénomène de frisure.

## Tableau III

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Vert Frisé en rapport avec ses différents stades de développement.

| Stades | Dates | poids frais en grammes | déviation | concentration en γ par kg. frais |
|---|---|---|---|---|
| graines sèches | 10-7-43 | 3 | 9°7 | 32 |
| graines humidifiées | 5-1-44 | 3 | 15° | 24,6 |
| 2 cotylédons | 7-7-43 | 3,410 | 1° | — |
| 3 feuilles | 28-7-43 | 7,500 | — | — |
| 8 feuilles | 26-8-43 | 1,050 | — | — |
| 13 feuilles | 1-9-43 | 2,250 | — | — |
| 18 feuilles : | | | | |
| 1 feuille | 28-7-43 | 5,950 | 1°4 | — |
| tige + feuilles méristématiques | — | 3,500 | 1°1 | — |
| 30 feuilles : | | | | |
| 1 feuille | 13-8-43 | 6,650 | — | — |
| tige | — | 6,650 | 1°4 | — |

Fig. 5. — Le chou frisé à sa germination et pendant la première étape de son développement.

Ce fait est d'ailleurs en concordance avec les travaux récents de BONNER en 19 4 qui a mis en évidence dans les feuilles le Radis la présence d'une hormone de croissance du parenchyme foliaire et dont la formule correspondrait à celle de l'adénine.

D. CHOU DE BRUXELLES.

Dans une quatrième série d'expériences, nous avons recherché si dans cette variété, il y avait une accumulation d'auxine au moment de la prolifération des bourgeons.

La croissance du Chou de Bruxelles est identique dans son premier stade à celle des autres variétés. Environ 5 mois après le semis un deuxième stade de développement apparait : la tige cesse sa croissance ; le bourgeon terminal subit une « pomaison » très lâche et ne croit plus en hauteur. Les bourgeons axillaires se développent brusquement non pas en pousses feuillées à entrenœuds très longs, mais bien en pousses à entrenœuds très courts, formant de petites boules à l'aisselle des feuilles de la tige.

Les résultats des dosages d'auxine sont indiqués au tableau IV.

Tout comme le Chou Rave, cette variété ne présente pas de concentration notable dans les premiers stades de sa croissance. Ainsi que dans les variétés examinées plus haut, les graines du Chou de Bruxelles contiennent de l'auxine. Les plantules n'en contiennent pas.

TABLEAU IV

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou de Bruxelles en rapport avec ses différents stades de développement.

| STADES | DATES | POIDS FRAIS en grammes | DÉVIATION | CONCENTRATION en γ par kg. frais |
|---|---|---|---|---|
| graines sèches | 5-1-44 | 3 | 12° | 21 |
| graines humidifiées | 5-1-44 | 3 | 12° | 21 |
| bourg. axillaires très petits | 12-8-43 | 8 | 17° | 19 |
| moyens | — | 9,140 | 4°3 | 5 |
| gros | — | 8,250 | 6° | 9 |
| Tige du chou aux environs des bourgeons | 12-8-43 | 6 | 3° | 7 |

Mais à partir du moment où les bourgeons axillaires se développent, on trouve de l'auxine non seulement dans leurs tissus foliaires, mais aussi dans la tige au niveau de leur insertion. Cette concentration diminue au fur et à mesure de l'accroissement des bourgeons.

Si l'on rapproche ce fait de celui de l'arrêt de croissance du bourgeon terminal, on peut tirer la conclusion que l'auxine synthétisée par la plante est transportée vers

les bourgeons axillaires et qu'elle y catalyse leur réveil. Nous ne pouvons cependant pas savoir, si le phénomène supplémentaire de la « pomaison » de ces bourgeons est sous la dépendance de l'auxine.

Nos résultats sont à rapprocher de ceux trouvés par AVERY, BURKHOLDER et CREIGHTON en 1937 (2) dans le développement des bourgeons de *Aesculus* et *Malus* : au moment de l'apparition des premières feuilles, la concentration en auxine diminue régulièrement depuis 20° de courbure jusque 4 à 5° seulement à la fin de leur cycle vital.

E. CHOU POMMÉ.

Tout comme dans les variétés examinées au début de ce travail, nous avons trouvé de l'auxine dans les graines du Chou Pommé et même encore dans les plantules au stade de leurs deux cotylédons.

Les quelques dosages que nous avons effectués au moment de la pomaison, 4 mois après le semis, montrent qu'il n'y a cependant aucune accumulation d'auxine ni dans les feuilles, ni dans la tige dont les entrenœuds cessent de croître.

Ce résultat très curieux est à rapprocher de celui obtenu chez le Chou Vert Frisé.

Les résultats de ces analyses sont consignés dans le tableau V.

TABLEAU V

Variation de la concentration en auxine des tissus du Chou Pommé en rapport avec ses différents stades de développement.

| STADES | DATES | POIDS TOTAL en grammes | DÉVIATION | CONCENTRATION en γ par kg frais |
|---|---|---|---|---|
| graines sèches | 5-1-44 | 3 | 18° | 28,3 |
| graines humidifiées | 5-1-44 | 3 | 14° | 23,5 |
| 2 cotylédons | 7-7-43 | 3,730 | 9° | 12 |
| 5-6 feuilles | 6-8-43 | 9,800 | — | — |
| CHOU POMME | | | | |
| apparition pomme | 6-6-43 | 6,150 | — | — |
| pomme for ée | 16-7-43 | 5,080 | 0°8 | — |
| bourgeon terminal | 25-6-43 | 4,400 | 0°6 | — |
| tige terminale dans la pomme | — | 4,450 | — | — |
| tige principale suite de (1) | — | 4,900 | — | — |
| tige principale suite | — | 4,000 | — | — |

CONCLUSIONS.

1. Toutes les variétés de Choux que nous avons examinées présentent dans leurs premiers stades depuis la graine jusqu'à la plantule une variation analogue de leur

teneur en auxine. Toutes les graines contiennent de l'auxine. Au fur et à mesure que la plante se développe, la quantité d'auxine diminue. Cette auxine parait être utilisée dans les tous premiers stades du développement.

Ces résultats sont à mettre en rapport avec ceux de Laibach et Meyer sur *Zea Mays* et *Helianthus annuus*.

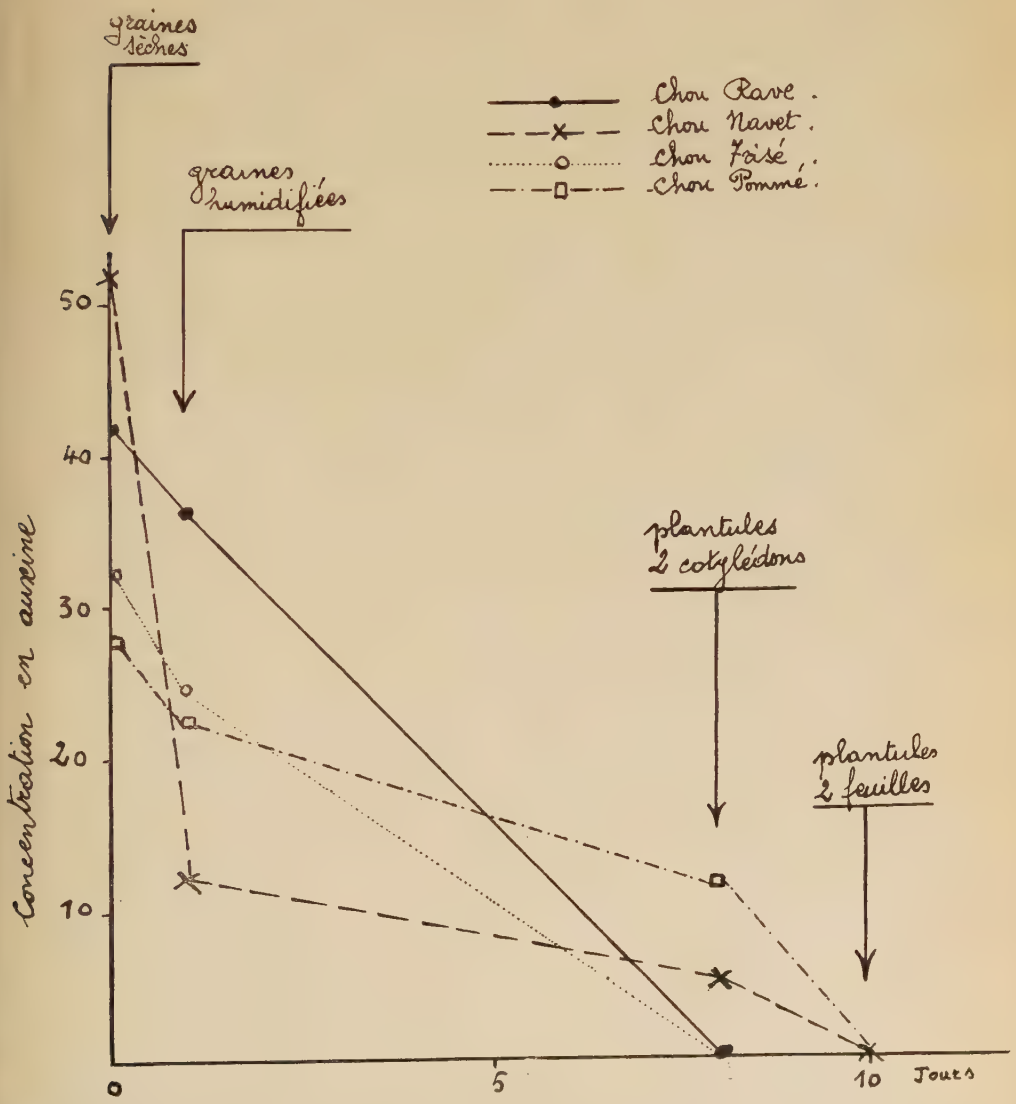



Fig. 6. — Diagramme montrant pour quatre des variétés étudiées, la variation de concentration en auxine pendant leur germination

2. Le tubercule du Chou Rave contient de l'auxine en quantité notable (de 25 à 30 $\gamma$ ‰). On pourrait penser que cette teneur en auxine est liée au phénomène de tubérisation dans le sens de cause à effet : c'est l'opinion de R. Gautheret 1942 (16).

S'il y avait lieu pour une telle concentration de parler d'accumulation, il serait justifié de regarder l'auxine comme responsable de la tubérisation, mais nous constatons qu'elle ne se produit qu'une fois le tubercule formé. Nous n'en avons jamais retrouvé au moment du début de la tubérisation.

L'accumulation d'auxine n'est-elle pas plutôt une conséquence du phénomène de tubérisation? Cette hypothèse paraît vraisemblable : les méristèmes des tiges synthétisent l'auxine qui est utilisée pour l'élongation des cellules. Si les cellules formées ne s'allongent plus, mais se constituent en une masse de cellules isodiamétriques, l'auxine n'étant plus utilisée, reste accumulée au niveau des tubercules, puis disparaît progressivement.

Dans ce cas, nous devons accepter l'existence d'une substance différente, spécifiquement responsable de la tubérisation. Podesva en 1940 (23) après avoir étudié l'effet de l'application d'hétéroauxine sur des tubercules de *Beta*, *Raphanus* et *Brassica*, arrive à la même conclusion : l'auxine seule ne peut être rendue responsable du phénomène, une autre substance synthétisée par les feuilles en est la cause : Il appelle cette substance *hormone de tubérisation*. Celle-ci jouerait vis-à-vis de l'auxine un rôle d'inhibiteur comparable aux inhibiteurs de bourgeons postulés par P. Prevot en 1939 (24).

3. Si nous avons retrouvé de l'auxine en quantité notable dans la tige tubérisée du Chou Rave, nous n'en avons pas retrouvé de trace dans la racine tubérisée du Chou Navet à aucun moment de sa vie. Dans ce cas-ci non plus, l'auxine ne paraît avoir de rôle direct à jouer.

4. Les bourgeons axillaires en voie de développement du Chou de Bruxelles contiennent de l'auxine. Ce résultat cadre avec les derniers travaux d'Avery.

5. Dans le Chou Pommé et le Chou Vert Frisé, où les phénomènes intéressent uniquement les feuilles, nous n'avons trouvé à aucun moment d'accumulation d'auxine.

Ce travail a été réalisé sous la direction de Monsieur le Professeur Bouillenne. Nous nous faisons un devoir de le remercier pour tous les conseils et les encouragements qu'il nous a prodigués. Nos remerciements s'adressent également à Madame Bouillenne-Walrand pour l'aide constante qu'elle nous a donnée.

*Laboratoires de Physiologie Végétale*
*Institut de Botanique*
*Université de Liège*

## BIBLIOGRAPHIE


1. Avery G., La Rue C. D. — *Growth and tropic responses of excise Avena coleoptiles in culture.* Bot. Gaz. **100** (1), 1938.
2. Avery G., Burkholder P., Creighton B. — *Production and distribution of growth hormone in shoots of Aesculus and Malus, and its probable role in stimulating cambial activity.* Am. J. Bot. **24** (1). 1937,
3. N. Bernard. — *Études sur la tubérisation.* Rev. Gen. Bot. **14**, 1902.
4. N. Bernard. — *Conditions physiques de la tubérisation chez les végétaux.* C. R. Ac. Sc. **135**, 1902.
5. N. Bernard. — *Recherches expérimentales sur les Orchidées.* Rev. Gen. Bot. **16**, 1904.
6. Bonner J. — *The role of vitamins in plant development.* Bot. Rev. 3, 1937.
7. Bouillenne R. — *L'action des phytohormones sur la croissance, la division des cellules et l'organogénèse.* Inst. Int. Coop. Int., Paris 1937.
8. R. et M. Bouillenne. — *Contribution à l'étude des facteurs de néoformation et de la croissance des racines.* Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **71**, 1939.
9. R. Bouillenne, P. G. Kronacker et J. de Roubaix. — *Etapes morphologiques et chimiques de la Betterave sucrière.* *Publication de l'Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave,* 1940.
10. R. Bouillenne et Went. — *Recherches expérimentales sur la néoformation de racines dans les plantules et boutures de plantes supérieures.* Arch. Inst. Bot. Lg. **10**, 1933.
11. Boysen-Jensen. — *Growth hormone in plants.* 1936.
12. MC. Clelland. — *Studies of the photoperiodisme of some economic plants.* Journ. of Agr. Res. **37**, 1928.
13. Delarge L. — *Étude de la croissance et de la ramification des racines in vitro.* Bruxelles 1941.
14. Dostal. — *Über die Wirkung der Hormonisierung bei Kartoffeln.* Vers. d. Nat. Ver. in Brünn, **72**, 1941.
15. Dostal. — *Über die Wirkung von Leuchtgas und Äthylen auf die Pflanzenmorphogenese und Produktion.* Ber. der d. Bot. Ges. **59** (10) 1941.
16. Gautheret — *Hétéroauxine et culture de tissus végétaux.* Bull. Soc. Chimie Biol. **24**, 1942.
17. Hamner-Long. — *Localization of phoperiodic perception in Helianthus tuberosus.* Bot. Gaz. **101**, 1939.
18. Kögl F., Erxleben and Haagen-Smit. — *Über die Isolierung der Auxine a und b aus pflanzlichen Materialen.* Z. Physiol. Chemie **225**, 1934.
19. Laibach Meyer. — *Über die Schwankungen des Auxingehaltes bei Zea Mays und Helianthus annuus im verlauf der Ontogenese.* Senckenbergiana, **17**, 1935.
20. Laurent. — Bull. Soc. R. Bot. Belgique, **26**, 1888.
21. Lefevre J. — *Notes de biologie végétale.* Ann. Inst. Agr. Paris, **31**, 1938.
22. Magrou. — *Symbiose et tubérisation.* Ann. Soc. Nat. Bot. 10e Sér, **3**, 1921.
23. Molliard M. — *Production expérimentale de tubercules aux dépens de la tige principale chez la Pomme de Terre.* C. R. Ac. Sc. **161**, 1915.

24. Molliard. — *Tubérisation aseptique de la carotte et du dalhia.* C. R. Soc. Biol. **83**, 1920.
25. Moureau J. — *Rhizogénèse chez Coleus sous l'influence de l'hétéroauxine.* Bull. Soc. R. Bot. Belg., **73**, 1940-41.
26. Oppenoorth. — *On the role of auxine in phototropism and light growth reactions of Avena coleoptiles.* Rec. Tr. Bot. Néerl. **39**, 1941.
27. Podesva. — *Über die Wuchstoffabhängigkeit der Knollen bzw. Rübenentwicklung bei Brassica, Raphanus und Beta.* Acta Soc. sc. Nat. Moravicae, **12**, 1940.
28. Prevot P. — *La néoformation des bourgeons chez les végétaux.* Bull. Soc. R. Sc. Lg. **3**, 1939.
29. Richter. — *Pflanzenwachstum und Laboratoriumsluft.* Ber. d. d. Bot. Ges. **21**, 1903.
30. Thimann-Skoog. — *Studies of the growth hormone of plants.* Proc. Nat. Ac. Sc. **19**, 1933.
31. Van Overbeek. — Proc. Nat. Acad. Sc. **24**, 1938.
32. Van Overbeek and J. Bonner. — Proc. Nat. Acad. Sc. **24**, 1938.
33. Went and Thimann. — *Phytohormones.* New York 1937.
34. Went. — *The dual effect of auxin on root formation.* Am. Journ. of Bot., **26** (1) 1939.
35. Willam A. — *Action des phytohormones sur le développement des plantules de betteraves sucrières.* Sucrerie Belge **58**, 1939.

# EXPÉRIENCES SUR LES STADES DE DÉVELOPPEMENT DE LA FORME FILAMENTEUSE EN CULTURE DE *FUNARIA HYGROMETRICA* L.

par **C. SIRONVAL**
*Licencié en Sciences Botaniques.*

## 1. — Introduction.

Les phénomènes de morphogénèse qui accompagnent le développement des végétaux supérieurs ont fait l'objet de nombreuses recherches au cours des 20 dernières années. Peu de travaux sont consacrés aux végétaux inférieurs. Pourtant le matériel qu'ils fournissent semble propice. (Voir à ce propos Hämmerling (1934) Kùhn et Moewus (1940)).

C'est pourquoi nous avons songé à aborder l'étude du développement et de la morphogénèse chez les végétaux en utilisant des organismes simples chez lesquels ces phénomènes sont bien visibles dès les 1ers stades.

Monsieur le Professeur Bouillenne nous a suggéré de prendre comme matériel une Muscinée.

On sait que ces végétaux se présentent, au cours de la vie du gamétophyte, sous deux formes différentes. La germination de la spore donne un ensemble de filaments, *le protonéma*, sur lequel apparaissent plus tard *des tiges feuillées*.

Nous nous sommes fixé le but de rechercher les facteurs qui interviennent dans la formation de la tige à partir du protonéma filamenteux.

Il s'agit d'abord de connaître comment se présente le protonéma au cours de sa croissance et de repérer si certains phénomènes n'y précèdent pas la formation des tiges.

Cette partie de notre travail fait l'objet de la présente note.

Selon les auteurs, le protonéma revêt plusieurs aspects. Il y a deux écoles (Tableau I).

L'École de Muller-Thurgau (1874) envisage l'existence d'un *sporen-vorkeim*, ensemble de filaments issus de la spore. Le sporen-vorkeim comprend des filaments verts à parois transversales droites (pour Müller, c'est le protonéma proprement dit)

et des filaments bruns à parois transversales obliques que Müller désigne, sous le nom de rhizoïdes. Parallèlement au sporen-vorkeim, Müller distingue un *zweig-vorkeim*, ensemble de filaments en connection avec les tiges. Le zweig-vorkeim comporte des filaments principaux à parois transversales obliques, desquels partent des ramifications disposées selon un ordre bien défini. Les filaments de protonéma sont donc classés par Muller selon leur *origine* (*sporen* et *zweig*-vorkeim), la forme variant avec celle-ci.

TABLEAU I

MULLER-THURGAU (1874)

| « *Sporenvorkeim* » = tout filament issu de la spore. | « *Zweigvorkeim* » = des filaments en connection avec la Tige qui lui servent de rhizoïdes, mais peuvent aussi assurer la propagation végétative. |
|---|---|
| *protonéma* → pénètre dans le sol → *rhizoïdes.* | |
| 1) Cloisons transversales perpendiculaires à l'axe de croissance.<br>2) filaments chlorophylliens. | 1) Cloisons transversales obliques sur l'axe de croissance.<br>2) filament non chlorophyllien. | 1) cloisons transversales obliques disposées d'une certaine façon (th. de Müller).<br>2) disposition spéciale des ramifications le long du filament. |

CORRENS (1899)

*Protonéma* = l'ensemble de tout ce qui est filamenteux.

| *Chloronéma.* | | *Rhizoïdes.* |
|---|---|---|
| 1) cloisons transversales perpendiculaires à l'axe.<br>2) nombreux chloroplastes bien formés.<br>3) les membranes ne brunissent pas. | Toutes les *formes intermédiaires* sont possibles. | 1) cloisons transversales obliques sur l'axe.<br>2) très petits chloroplastes ou leucoplastes.<br>3) les membranes brunissent avec l'âge. |

WESTERDIJCK (1907)

| *Protonéma* | | *Rhizoïdes.* |
|---|---|---|
| 1) cloisons transversales perpendiculaires à l'axe de croissance.<br>2) membrane non colorée.<br>3) le filament entier rempli de chloroplastes.<br>4) les ramifications de la grosseur du filament principal. | *Beaucoup de formes de passage.* | 1) cloisons transversales obliques par rapport à l'âge de croissance.<br>2) les membranes se colorent en brun ou en rouge.<br>3) les extrémités des filaments sans couleur remplis de protoplasme.<br>4) Leucoplastes petits et allongés.<br>5) les ramifications souvent plus fines que le filament principal. |
| | D'où | |

*= les 2 formes extrêmes d'une même chose.*

L'autre école, celle de CORRENS (1899), contrairement à la première, ne tient aucun compte de l'origine des filaments. Ceux-ci se présentent sous deux aspects *morphologiques* bien définis : le *chloronéma*, filaments verts à parois transversales droites, et les *rhizoïdes*, filaments bruns à parois transversales obliques, entre lesquels tous les intermédiaires existent. Il n'y a pas de correspondance entre l'origine et la forme des filaments.

Les descriptions présentées par MULLER et CORRENS, ainsi que par l'ensemble des auteurs qui les suivent (WESTERDIJK 1907 ; SERVETTAZ, 1913 ; CHALAUD, 1932) sont fort imparfaites. Elles constituent certes des classifications commodes pour donner un nom à tel ou tel objet qu'on a sous les yeux ; mais elles ne permettent pas de se rendre compte du moment auquel le protonéma se présente sous tel ou tel aspect au cours de sa vie.

Ce n'est pas l'effet du hasard : cette imprécision résulte des méthodes d'observation.

Les anciens cultivent sur du terreau, les modernes sur de l'agar, mais les uns et les autres prélèvent les filaments des cultures sans noter *l'âge* de ces cultures, ni l'*endroit* où le prélèvement a été effectué. Il en résulte qu'on mêle dans une même préparation, sans s'en rendre compte, des filaments jeunes à des filaments vieux.

La seule méthode d'observation qui nous paraît rigoureuse et légitime consiste à suivre *sans rien déranger* la croissance des filaments depuis la germination jusqu'à l'apparition de la tige, dans des conditions bien déterminées.

C'est ce que nous avons fait.

Nous avons réalisé des cultures pures de FUNARIA HYGROMETRICA L (1) en boîte de Pétri et en Erlenmeyer sur gélose additionnée de la solution qu'El. et Em. Marchal mirent au point en 1906 (2). Les cultures ont été disposées en serre et nous avons observé à travers le couvercle des boîtes de Pétri la croissance des filaments. Nous avons ainsi repéré sur le vivant un certain nombre de phénomènes caractéristiques qui marquent les étapes du développement. Chaque aspect a été étudié ensuite, sur le vivant, au fort grossissement (préparation à l'eau), lorsque sa localisation dans le temps et dans l'espace avait été enregistrée. Toutes les cultures en boîtes de Pétri et en Erlenmeyer montrent les mêmes stades.

---

(1) Les cultures sont obtenue selon les techniques de culture de tissus mises au point par Gautheret. Les sporanges sont passés à l'alcool, on les ouvre ensuite et on ensemence aseptiquement.

(2) La solution de Marchal contient pour 1 litre d'eau distillée :

| | |
|---|---|
| Nitrate d'ammonium | 1 gr |
| Sulfate de potassium | 0,5 gr |
| Sulfate de magnesium | 0,5 gr |
| Sulfate de calcium | 0,5 gr |
| Phosphate d'ammonium | 0,5 gr |
| Sulfate de fer | 0,01 gr |

2. — Les stades morphologiques du développement de Funaria hygrometrica L. de la spore a la tige.

Immédiatement après la germination de la spore et pendant une vingtaine de jours, le protonéma consiste en un ensemble de filaments verts, ramifiés peu abondamment et irrégulièrement. Chacun de ces filaments est issu des divisions successives d'une cellule apicale unique et est constituté de cellules identiques disposées les unes derrière les autres. Les parois qui séparent les celules sont perpendiculaires à l'axe de croissance du filament, ou très légèrement obliques. Si on observe les cellules sur le vivant, sans coloration, les noyaux sont invisibles ou à peine discernables, même dans celles qui contiennent relativement peu de chloroplastes. Ces derniers sont gros, aplatis, elliptiques. Ils sont appliqués contre la membrane et forment une véritable gaine (fig. 1 et 2) laissant au centre un espace qui paraît être occupé par une vacuole. La membrane est hyaline.

Nous proposons d'appeler l'ensemble de ces filaments *chloronéma* du nom utilisé par Correns pour désigner des filaments intensément verts, qui paraissent être du même type (gros chloroplastes, parois transversales droites).

*Le chloronéma est incapable de faire des tiges.* On peut, dans certaines conditions, le conserver en culture jusqu'à la mort (80 jours) sans que les tiges feuillées se forment. Dans les conditions de culture normales, en serre, à la lumière naturelle, le chloronéma cesse de grandir au bout de 20 à 45 jours. A ce moment, la plupart de ses cellules dégénèrent, se vident et brunissent, les chloroplastes disparaissent (Fig. 3, 4, 5). Cependant, certaines cellules *apicales* restées vivantes et bien vertes changent de forme, puis se divisent rapidement, constituant un filament principal qui se ramifie fortement et régulièrement (Fig. 6, 7, 8, et 21).

La nouvelle formation qui s'organise est fort différente du chloronéma : *elle est seule capable de donner naissance à des tiges* (fig. 22). Pour cette raison, nous proposons de l'appeler *Caulonéma*. La cellule apicale du filament principal de caulonéma est très chlorophyllienne, mais les chloroplastes y sont petits et ronds, toujours beaucoup plus nombreux à l'apex qu'ils bourrent (Fig. 9, 10 et 11). Le noyau est bien visible sur le vivant. Il est volumineux, muni d'un gros nucléole hyalin, et situé en général dans la partie centrale de la cellule.

Le filament principal, provenant des divisions successives de la cellule apicale, a des parois obliques sur l'axe (fig. 9 et 12). Chaque cellule est munie d'un petit nombre de chloroplastes. Le noyau, visible sur le vivant, est du même type que celui de la cellule apicale (fig. 12). Les parois brunissent avec l'âge mais on n'observe pas de phénomènes de dégénération semblables à ceux qui caractérisent le chloronéma (fig. 8).

Chaque cellule du filament principal porte une ramification située toujours contre la paroi transversale apicale (Fig. 7 et 8). Les ramifications sont beaucoup plus chlorophylliennes que le filament principal. Leurs membranes transversales sont droites en général ; les noyaux invisibles sur le vivant (fig. 13).

Elles portent elles-mêmes des ramifications secondaires qui à leur tour en portent souvent de tertiaires, toutes du même type (Fig. 8).

Le caulonéma grandit pendant deux à trois mois, couvrant souvent à partir d'un semi normal une surface de 10 à 15 cm. carrés. *Vers le 60e jour, les tiges apparaissent.* Elles se forment dans nos conditions de culture, à partir d'une cellule bien déterminée : la cellule de base de la ramification primaire du filament principal de caulonéma (fig. 14 et 22). Les tiges ne se forment donc pas n'importe où sur le protonéma : une seule cellule du caulonéma *peut dans nos conditions de culture, leur donner naissance.*

La première manifestation visible de la formation d'une tige consiste en une hernie latérale qui gonfle fortement à partir de la cellule de base d'une ramification primaire et se sépare par une paroi (suivre sur les fig. 14, 15 et 16). La nouvelle cellule ne s'allonge pas selon un axe principal ; elle grossit et se divise par une cloison inclinée à 45 degrés sur l'axe, paroi (1). La cellule supérieure a la forme d'une calotte sphérique : elle garde cet aspect et bientôt une cloison y apparaît inclinée également de 45 degrés sur l'axe, mais faisant avec la paroi (1) un angle de 60 degrés, paroi (2). La 3e division de la cellule supérieure se fait encore selon un plan incliné à 45 degrés sur l'axe ; ce plan fait avec chacune des parois (1) et (2) un angle de 60 degrés, paroi (3). On obtient ainsi au sommet une cellule (D) dont la paroi supérieure est sphérique et dont les trois parois inférieures, toutes inclinées sur l'axe de 45°, font entre elles des angles de 60 degrés.

Dans la suite, les cellules extérieures A′, A″, B′, B″, se multiplient rapidement, sans qu'il soit possible de définir de règle stricte, et forment un grand nombre de cellules fortement gonflées. En même temps, le cellule apicale se divise selon des plans parallèles aux trois parois inférieures, d'abord à la paroi (1) puis à la paroi (2) et ainsi de suite.

Le bourgeon se présente alors comme une petite boule dont la partie inférieure est constituée de grandes cellules disposées un peu au hasard, tandis que la partie supérieure, avec la cellule apicale en son centre, est formée de cellules plus petites et agencées régulièrement (fig. 16).

Bientôt, certaines cellules de la base du bourgeon s'étirent ; une division par un plan oblique se produit dans chacune d'elles, donnant des cellules apicales de filaments rectilignes, à parois transversales obliques, peu ramifiées, croissant rapidement vers le bas, mais dont la longueur ne dépasse pas 1 cm. dans nos cultures. Ces organes, qu'il serait utile d'étudier en détail, sont propres à la tige et apparaissent avec elle. Nous proposons de leur réserver exclusivement le nom de *rhizoïdes* (Fig. 16, 20 et 22).

*Nos observations montrent que le développement de* Funaria hygrometrica L. *de la spore à la tige comporte quatre étapes morphologiques successives : la spore, le chloronéma, le caulonéma, la tige porteuse de rhizoïdes. Au stade chloronéma, comme au stade caulonéma, la mousse revêt une forme filamenteuse à l'ensemble de laquelle nous proposons d'appliquer l'ancien terme : protonéma. Ainsi, le protonéma présente deux stades : le chloronéma, auquel succède le caulonéma. Les tiges se forment uniquement à partir du caulonéma qui joue dans le processus un rôle essentiel. Nous allons nous attacher à rechercher les conditions de la production du caulonéma par le chloronéma.*

## Tableau II

| N° des cultures | Époque à laquelle la croissance du chloronéma débute, (Germination) | Surface au 6e j. : après la germination mm² | S au 15e j. mm² | S au 18e j. mm² | S au 24e j. mm² | S au 27e j. mm² | S au 31e j. mm² | S au 37e j. mm² | S au 41e j. mm² | S au 48e j. mm² | S au 66e j. mm² |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 48 | 6e jour | 3 | 3 | 3 | 12 | 12 | 12 | 12 | 26 | 37 | 170 |
| 49 | 6e j. | 2 | 2 | 2 | 16 | 16 | 16 | 16 | 33 | 68 | 164 |
| 50 | 6e j. | 2 | 2 | 2 | 10 | 10 | 10 | 10 | 21 | 24 | 130 |
| 51 | 6e j. | 3 | 14 | 14 | 14 | 14 | 14 | 23 | 46 | 86 | 197 |
| 52 | 3e j. | 5 | 22 | 22 | 54 | 61 | — | 168 | 313 | on prélève du caulonéma | |
| 53 | 2e j. | 8 | 58 | 58 | 78 | 86 | — | 135 | 219 | on prélève du caulonéma | |
| 54 | 3e j. | 5 | 20 | 20 | 36 | 39 | — | 67 | 138 | 163 | 213 |
| 55 | 3e j. | 3 | 3 | 3 | 18 | 18 | 18 | 29 | 48 | 90 | 212 |
| 56 | 2e j. | 3 | 20 | 20 | 30 | — | — | 46 | 120 | 193 | 497 |

Diagramme 1

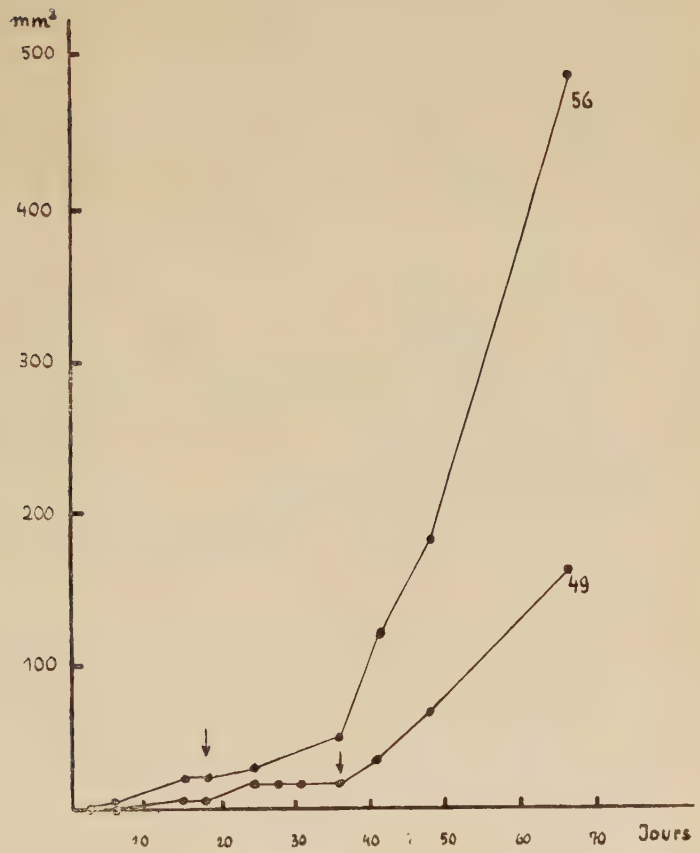



Diagramme 1 — Courbe de croissance de deux cultures pures à la lumière naturelle.
La flèche indique le moment où apparaît le caulonéma. Juste avant la flèche, le plateau qui fait suite à la période de croissance du chloronéma.
Chaque courbe représente la croissance d'une culture (culture 56 et culture 49).

3. — Recherche des facteurs capables d'influencer la production du caulonéma par le chloronéma.

Pour déterminer le moment précis de l'apparition du caulonéma dans les cultures nous nous sommes servis des courbes de croissance du protonéma.

A la lumière naturelle, on peut établir ces courbes en mesurant à intervalles réguliers la surface occupée sur l'agar par le protonéma. Cette opération se fait à l'aide d'un papier cadrillé en mm².

A la lumière artificielle, on mesure de la même manière la croissance du caulonéma. Mais celle du chloronéma, qui, dans ces conditions, se dresse verticalement vers la source de lumière, est étudiée à l'aide d'un cathétomètre. La croissance est donnée dans ce cas, non en mm², mais en mm.

A. *Culture du protonéma à la lumière naturelle.*

La courbe de croissance du protonéma, à la lumière naturelle, en serre, sur agar additionné de la solution nutritive de Marchal, en culture pure, présente deux cycles successifs séparés par un plateau (diagr. 1 ; Tab. II). Il y a d'abord entre le semi et la germination une période de 2 à 6 jours, puis le protonéma se met à croître, d'abord si lentement qu'il est à peine possible de noter sa croissance, puis beaucoup plus vite, jusqu'à atteindre une certaine surface (15e jour pour les cultures 51, 52, 53, 54, 56 et 24e jour pour les cultures 48, 49, 50, 55), à laquelle il stationne pendant 3 à 12 jours pour repartir au 18e et au 36e jour (Voir l'aspect des cultures âgées de 43 jours, fig. 21).

Les préparations microscopiques faites chaque jour montrent que le 1er cycle correspond à la croissance du chloronéma ; le second, à celle du caulonéma.

Si on suit sur le diagramme 1, culture 56, on rencontre au départ une période de croissance lente allant de la germination au 15e jour (1er cycle : chlorométa) ; puis un court plateau ; puis au 18e jour une brusque reprise de croissance qui correspond à la production du caulonéma (2e cycle, flèche).

La courbe de la culture 49 du diagramme I a la même allure que la courbe de la culture 56, mais ici le plateau est très long.

Toutes les cultures à la lumière naturelle présentent les deux cycles et le plateau : *le chloronéma produit toujours du caulonéma entre le* 18e *et le* 36e *jour* (Tableau II).

B. *Culture du protonéma à la lumière artificielle, à la cave.*

a) *Première expérience. — Culture en lumière artificielle continue.*

Si la culture se fait en lumière artificielle (1) continue, dans une cave parfaitement opaque à la lumière naturelle, à une température constante de 23 degrés, sur agar

(1) On éclaire à l'aide de 6 lampes Philips de 200 Watt distantes des cultures de 75 cm.

additionné de la solution de MARCHAL, on n'obtient pas de caulonéma pour autant qu'on travaille en culture pure. Le chloronéma très phototropique, s'allonge vers les lampes (Fig. 19 et 22) ; bientôt le palier est atteint : mais il n'y a pas de reprise de croissance, il n'y a pas de caulonéma (Diagr. 2 ; Tab. III).

DIAGRAMME 2

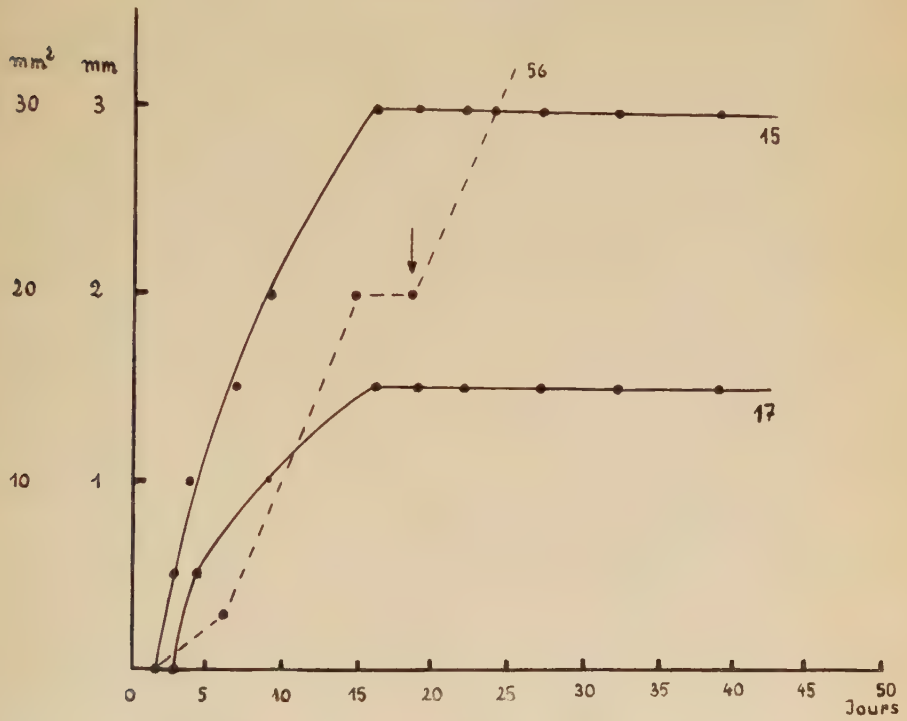



DIAGRAMME 2. — *En trait plein* : courbe de croissance des cultures pures 15 à 17 à la lumière artificielle : pas de caulonéma.

*En pointillé* : courbe de croissance de la culture pure 56 en lumière naturelle. Dans ce cas, (après la période de croissance du chloronéma et le plateau), reprise de croissance et apparition du caulonéma indiquée par la flèche.

L'observation microscopique confirme les conclusions tirées de la courbe.

*On ne trouve jamais de caulonéma dans les cultures pures entretenues à la lumière artificielle continue.*

b) *Deuxième expérience. — Alternance de périodes d'éclairage artificiel et de périodes d'obscurité.*

Il est possible que le caulonéma ne se forme pas dans l'expérience précédente

## Tableau III

| N° des cultures | Époque à laquelle la croissance du chloronéma débute (Germination) | Hauteur au 3e j. après la germination mm | H. au 4e j. mm | H. au 7e j. mm | H. au 9e j. mm | H. au 16e j. mm | H. au 19e j. mm | H. au 32e j. mm | H. au 27e j. mm | H. au 32e j. mm | H. au 39e j. mm | H. au 60e j. mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 15 | 2e jour | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 16 | 3e j. | — | 0,5 | 1 | 1,5 | 2,5 | 2,5 | | | | | |
| 17 | 3e j. | — | 0,5 | | 1 | 1,5 | 1,5 | | | | | |
| 18 | 2e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 19 | 2e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 20 | 3e j. | — | 0,5 | 1 | 1,5 | 2,5 | 2,5 | | | | | |
| 21 | 2e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 25 | 2e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 26 | 7e j. | — | — | — | 0,5 | 1 | 1 | | | | | |
| 27 | 3e j. | — | 0,5 | 1 | 1,5 | 2,5 | 2,5 | | | | | |
| 28 | 2e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 2 | 3 | 3 | | | | | |
| 29 | 3e j. | — | 0,5 | ? | 1 | 1,5 | 1,5 | | | | | |
| 30 | 3e j. | — | 0,5 | 1 | 1,5 | 2,5 | 2,5 | | | | | |
| 31 | 7e j. | — | — | — | 0,5 | 1 | 1 | | | | | |

MÊME CHIFFRES JUSQU'AU 60e j. (MORT)

## Tableau IV

| N° des cultures | Date à laquelle se produit la germination | Hauteur au 9e j.: après la germination mm | H. 16e j. mm | H. 22e j. mm | H. 27e j. mm | H. 32e j. mm | H. 39e j. mm | H. 60e j. mm |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| 22 | 7e jour | 0,5 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | MÊMES CHIFFRES | |
| 24 | 9e j. | — | 0,5 | — | 1,0 | 1,5 | JUSQU'AU | |
| 33 | 7e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | 60e JOUR | |
| 34 | 7e j. | 0,5 | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | (MORT) | |

parce qu'on éclaire constamment les cultures. On sait que la photopériodicité joue un rôle dans certains phénomènes de développement (sexualisation, Garner et Allard, 1920). Il est donc utile de réaliser une expérience au cours de laquelle les cultures sont soumises à une alternance de 12 h. de lumière artificielle et de 12 h. d'obscurité.

Quatre Erlenmeyers ensemencés aseptiquement de spores ont été traités de cette façon. Nous n'avons pas obtenu de caulonéma (Tableau IV ; Diagr. 3).

Diagramme 3

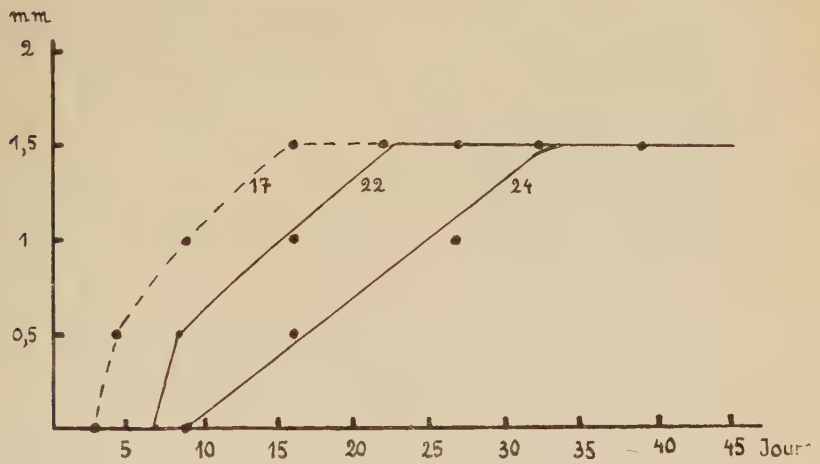



Diagramme 3. — *En trait plein* : courbe de croissance des cultures pures 22 et 24 soumises à des alternances de 12 h. de lumière artificielle et de 12 h. d'obscurité.

*En pointillé* : courbe de croissance de la culture N° 17 exposée constamment à la lumière artificielle.

Dans les 2 cas : pas de caulonéma.

On constate que l'arrêt de croissance du chloroména se produit plus tard que dans le cas des cultures soumises à un éclairage continu (en pointillé sur le diagr. 3) ; il n'est pas suivi de reprise de croissance : *pas de caulonéma.*

c) *Troisième expérience. — Cultures soumises d'abord à l'éclairage naturel, ensuite à l'éclairage artificiel.*

La condition de culture : lumière naturelle en serre apparaît comme intervenant dans les processus responsables de la formation du caulonéma.

Nous nous sommes demandé s'il était nécessaire, pour obtenir du caulonéma, de laisser constamment les cultures à la lumière naturelle en serre. Il se pourrait que du chloronéma qui a grandi pendant un certain temps à la lumière naturelle ait acquis

certaines propriétés qui lui permettraient de se transformer en caulonéma, même après avoir été remis à la lumière artificielle, alors que, à la lumière artificielle, nous n'en avons jamais observé jusqu'ici. (Théorie des phases de développement de Lysenko, 1932-1934).

Nous opérons comme suit : 19 cultures pures sont placées en serre. Après 3 jours, une culture est mise en cave à la lumière artificielle ; après 6 jours, une seconde ; après 9 jours, une troisième et ainsi de suite pour 10 cultures. (Diagr. 4).

Diagramme 4

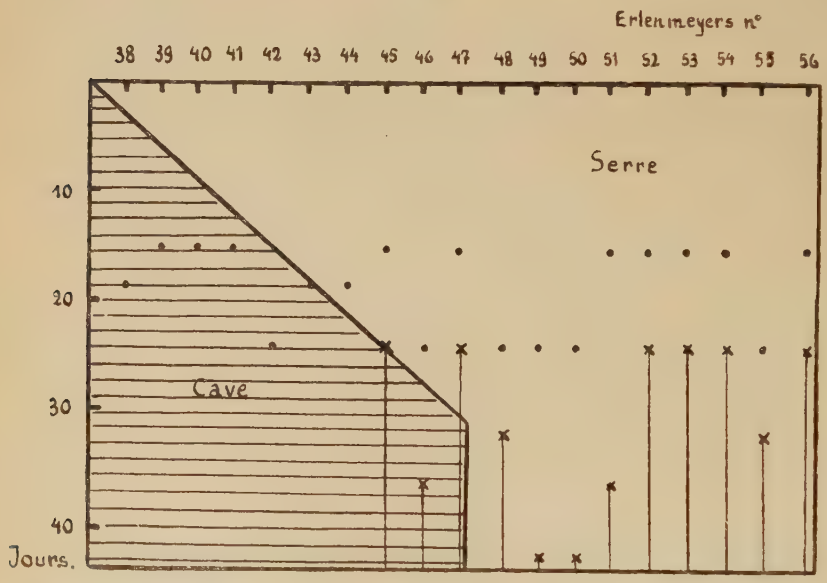



Diagramme 4. — Les points correspondent à la fin de la croissance du chloronéma. L'apparition du caulonéma est indiquée par une croix.

Chaque culture est représentée par une droite parallèle à l'ordonnée. Par exemple, pour la culture 45, le chloronéma grandit jusqu'au 15e jour marqué par un point. Puis c'est le plateau du 15e au 24e jour. A ce moment, reprise de croissance sous forme de caulonéma marquée par une croix. En même temps, la culture est mise en cave, à la lumière artificielle. Elle continue à grandir sous forme de caulonéma.

Pour la culture 41, au 12e jour, elle va à la cave ; au 15e jour, arrêt de croissance du chloronéma (point). Pas de croix = pas de reprise de croissance = pas de caulonéma.

Le diagramme 4 montre que les Erlenmeyer N. 38 à 44 qui sont restés moins de 24 jours à la lumière naturelle ne donnent pas de caulonéma à la lumière artificielle ; tandis que les Erlenmeyer qui sont restés plus de 24 jours à la lumière naturelle, ou bien donnent du caulonéma peu avant d'être mis en cave (qui continue à grandir dans ces conditions), ou bien, comme l'erlenmeyer 46, en forment en cave (36e jour).

Toutes les cultures témoins qui restent à la lumière naturelle produisent normalement du caulonéma.

Nous dirons que pendant les 24 premiers jours, la condition de culture : lumière naturelle en serre, peut déterminer les réajustements biochimiques ou autres nécessaires à la production du caulonéma. Cette production peut alors s'observer même en lumière artificielle. *La lumière naturelle exerce donc une action déterminante sur la production du caulonéma en culture pure.*

C. — *Culture du protonéma en présence de microorganismes.*

Nous avons parlé jusqu'ici de cultures pures.

L'examen de documents publiés par SERVETTAZ (1913) montre que certains microorganismes ont un effet activant sur le développement. SERVETTAZ écrit qu'« une espèce à filaments blancs très étroits... et qui paraît être un *Oospora*... a une action particulièrement activante sur la végétation de *Phascum cuspidatum* », c'est-à-dire sur la croissance. L'auteur appuye son affirmation d'une photo qui montre deux tubes à essais, l'un pur, l'autre infecté : dans le premier, on constate la présence de protonéma, tandis que l'autre montre de longues tiges bien constituées. En réalité, cette action activante sur la « végétation » l'est aussi, selon nous, sur le développement.

Nous avons vérifié cette présomption.

Nous avons laissé s'infecter un certain nombre de cultures pures en les ouvrant à l'air. Alors qu'en lumière artificielle, les cultures pures ne contiennent que du chloronéma, nous avons constaté que la plupart des cultures infectées donnent du caulonéma en lumière artificielle.

Nous avons isolé une souche de Penicillium particulièrement active à cet égard (Fig. 17, 18, 19, 20). En nous servant de cette souche, nous avons réalisé les expériences suivantes.

a) *Première expérience* :

Si on infecte la culture au moment où on sème les spores, le chloronéma, même en lumière artificielle, produit du caulonéma. L'apparition du caulonéma a lieu entre le 25$^{e}$ et le 45$^{e}$ jour de culture ; ces dates sont analogues à celles que l'on obtient en lumière naturelle (Tableau V).

Le diagramme 5 montre l'aspect de la courbe de croissance de la Culture 71, infectée, à la lumière artificielle. Il y a d'abord le cycle du chloronéma, puis le plateau, puis le cycle du caulonéma.

TABLEAU V.

AGE DU CHLORONÉMA AU MOMENT DE L'APPARITION DU CAULONEMA.

| Cultures infectées au départ, à la lumière artificielle. | | Cultures pures, à la lumière naturelle. | |
|---|---|---|---|
| N° des cultures | Age du Chloronéma | N° des cultures | Age du Chloronéma |
| 2 | 29 | 48 | 41 |
| 4 | 42 | 51 | 36 |
| 71 | 32 | 52 | 24 |
| | | 56 | 18 |

DIAGRAMME 5

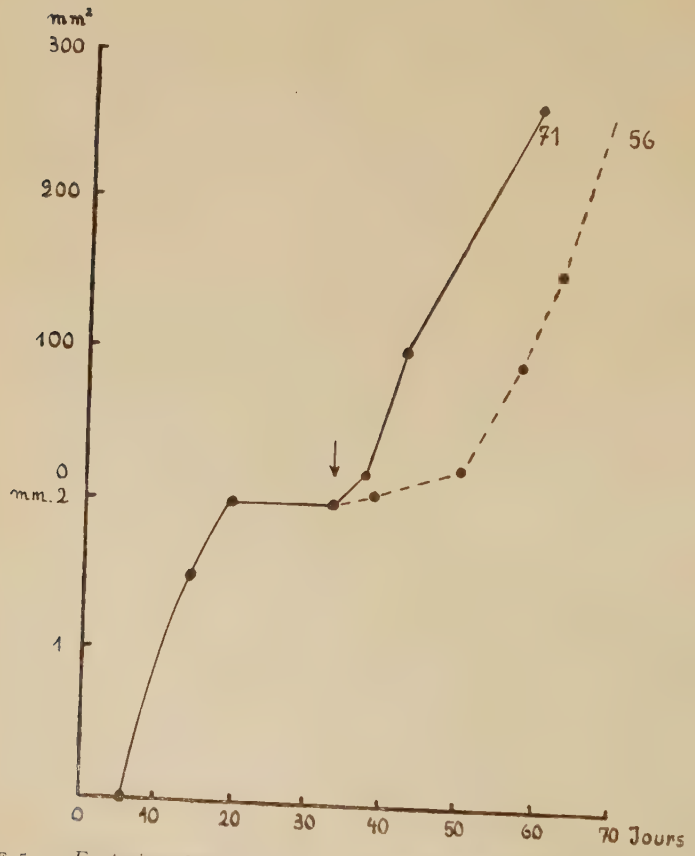



DIAGRAMME 5. - *En traint plein* : courbe de croissance de la culture 71 à la lumière artificielle en présence de Pénicillum. Jusqu'à la flèche, la croissance du chloronéma est mesurée en mm. Celle du caulonéma, qui fait suite, en mm².

*En pointillé* : courbe de croissance du caulonéma de la culture 56 en lumière naturelle. On voit que les courbes de croissance du caulonéma en lumière naturelle et artificielle ont à peu près même inclinaison (à peu près même vitesse de croissance).

La courbe de croissance du chloronéma de la culture 56 n'est pas indiquée.

b) *Deuxième expérience* :

Si on infecte non pas au moment du semis, mais après 9, 14, 20 etc. jours de culture, on constate que le caulonéma n'apparaît pas plus tard que lorsqu'on infecte au départ ; il se forme toujours entre le 25e et le 45e jour (Tableau VI). Plus on infecte tard, moins il faut de temps pour que le chlorométa réponde à la présence de l'infection en produisant du caulonéma.

Le diagramme 6 montre que tout se passe comme si, entre le 25e et le 35e jour, le chloronéma était particulièrement sensible à la présence de la moisissure.

Diagramme 6

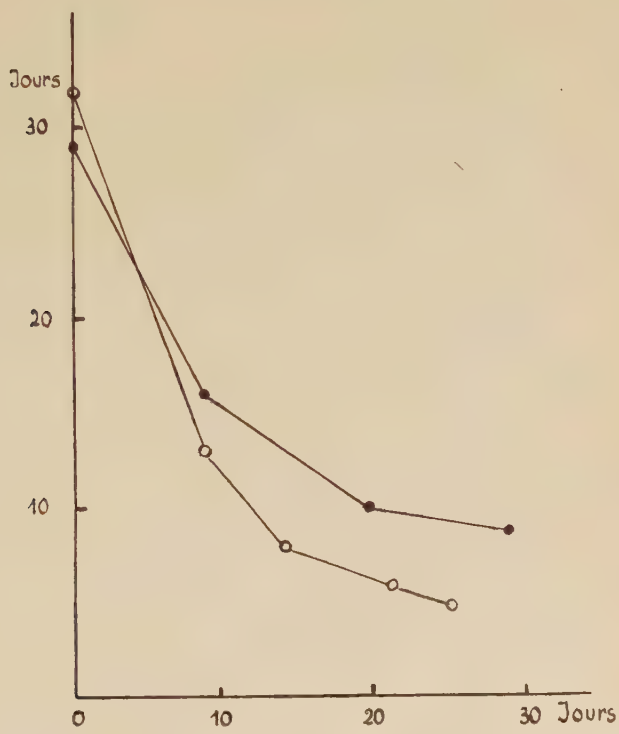



Diagramme 6. — En abscisse le temps en jours pendant lequel la culture est restée pure (moment auquel on a infecté la culture, exprimé en jours). En ordonnée, le temps qu'il a fallu pour que le chloronéma réponde à l'introduction des moisissures en donnant du caulonéma. Chaque courbe correspond à une série d'expériences.

c) *Troisième expérience.*

Si on infecte un mois avant d'effectuer le semis, le caulonéma apparaît, dans les

## Tableau VI

| 1re Série + Infections diverses | | | | | 2me série + Penicillium Sp. | | | | | Témoins | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| N° Cult. | Résultat | Age du Chloronéma lors de l'infection (A) | Époque de l'apparition du Caulonéma (B) | (B — A) | N° Cult. | Résultat | Age du Chloronéma lors de l'infection (A) | Époque de l'apparition du Caulonéma (B) | (B — A) | N° Cult. | Résultat |
| 2 | + | 0 j. | 29 | 29 | 71 | + | 0 j. | 32 j. | 32 | 18 | — |
| 3 | + | 0 j. | 42 | 42 | 69 | + | 9 j. | 22 j. | 13 | 26 | — |
| 21 | + | 9 j. | 25 | 16 | 70 | + | 14 j. | 22 j. | 8 | 27 | — |
| 4 | + | 20 j. | 30 | 10 | 72 | + | 21 j. | 27 j. | 6 | 28 | — |
| 1 | + | 29 j. | 38 | 9 | 74 | + | 25 j. | 30 j. | 5 | 29 | — |
| | | | | | | | | | | 73 | — |

+ = c aulonéma.
— = pas de caulonéma.

limites de temps normales, entre le 25e et le 45e jour (Tableau VII). Le séjour préalable du Penicillium dans le milieu ne permet pas d'obtenir du caulonéma plus rapidement.

*Tous ces faits peuvent s'interpréter en admettant :*

1) *que les infections*, et en particulier la souche de PENICILLIUM isolée, *fournissent au milieu une ou plusieurs substances qui favorisent la production du caulonéma* ;

2) que le chloronéma est particulièrement sensible à l'égard de ces substances entre le 25e et le 35e jour *à cause de la présence dans le chloronéma de cet âge exclusivement d'une ou plusieurs autres substances indispensables à la production du caulonéma.*

L'expérience suivante semble confirmer cette interprétation :

d) *Quatrième expérience.*

Nous ensemençons 10 Erlenmeyer aseptiquement et nous les plaçons à la lumière artificielle. Le chloronéma se développe jusqu'à la mort sans donner de caulonéma.

Au 82e jour, nous infectons deux de ces Erlenmeyer, contenant du chloronéma mort, à l'aide de PENICILLIUM et nous laissons se développer ce dernier pendant un mois. A ce moment, nous semons des spores (Tableau VIII, 2e Série : ( (Chl + Pen) + S) ; six autres Erlenmeyer reçoivent des spores et du pénicillium simultanément (Tableau VIII, 3e Série ( (Chl) + Pen + S) ). Les deux Erlenmeyer restant reçoivent des spores seulement (Tableau VIII, 1re Série : ( (Chl) + S) ).

Les résultats montrent que là où le PENICILLIUM est resté pendant un mois en contact avec l'agar sur lequel du chloronéma avait grandi jusqu'à la mort, le nouveau chloronéma semé donne du caulonéma au bout de six jours (Tableau VIII, 2e Série). Lorsque l'infection a lieu au moment du second semis le caulonéma apparaît au 15e et au 17e jour (Tableau VIII, 3e Série). Le chloronéma mort en culture pure ne provoque pas le passage du chloronéma à l'état de caulonéma (Tableau VIII, 1re Série)

Ainsi, dans les cultures où le PENICILLIUM se trouve en présence de chloronéma mort, le passage du chloronéma jeune au stade caulonéma s'effectue beaucoup plus tôt que normalement. Le meilleur résultat est obtenu dans le cas où le Penicillium a séjourné 1 mois en présence du chloronéma mort avant le second semis de spores (Tableau VIII, 2e série).

Il faut admettre que, dans ce cas, le chloronéma jeune a d'emblée à sa disposition tous les éléments nécessaires à sa transformation en caulonéma. *Certains de ces éléments proviennent du* PENICILLIUM ; *d'autres sont fournis par le chloronéma.* Cette interprétation confirme celle que nous émettons plus haut sur la base des résultats des trois premières expériences réalisées en présence de microorganismes : le chloronéma fournit entre le 25e et le 35e jour une ou plusieurs substances indispensables à la production de caulonéma.

La quatrième expérience précise que *ces substances diffusent dans l'agar (ou à sa surface) et s'y maintiennent même après la mort du chloronéma.*

## Tableau VII.

| [(Pen) + S] | | | |
|---|---|---|---|
| N° des Cult. | Temps de séjour du Pen. | Résultats | Age du Chl. lors de l'app. Caulo |
| 1L | 31 j | + | 32 j |
| $2^1$ | 31 j | + | 27 j |
| $3^1$ | 31 j | + | 36 j |

+ = Caulonéma.
— = pas de caulonéma.

## Tableau VIII.

| N° des Cult. | Temps séparant les 2 semis | Résultat | Age du Chl. lors de l'app. du Caulo |
|---|---|---|---|
| [(Chl) + S] 1re série | | | |
| 62 | 113 j | — | |
| 31 | 113 j | — | |
| [(Chl + Pen) + S] 2e série | | | |
| 22 | 113 j | + | 6 j |
| 24 | 113 j | + | 6 j |
| [(Chl) + Pen + S] 3e Série. | | | |
| 26 | 113 j | + | 17 j |
| 27 | 113 j | + | 15 j |
| 29 | 113 j | + | 15 j |
| 30 | 113 j | + | 17 j |
| 32 | 113 j | + | 17 j |
| 61 | 113 j | + | 15 j |

D. — *Cultures du protonéma en présence de glucose, d'acides aminés et de diverses vitamines et hormones.*

Quels sont ces substances ?

Nous avons essayé d'obtenir du caulonéma à la lumière artificielle en culture pure en additionnant du glucose, des acides aminés ou diverses vitamines et hormones au milieu de MARCHAL (voir p. 50).

L'aneurine, l'extrait de levure, peut-être l'acide ascorbique, agissent favorablement sur la croissance du chloronéma (Tableau IX ; diagr. 7).

DIAGRAMME 7

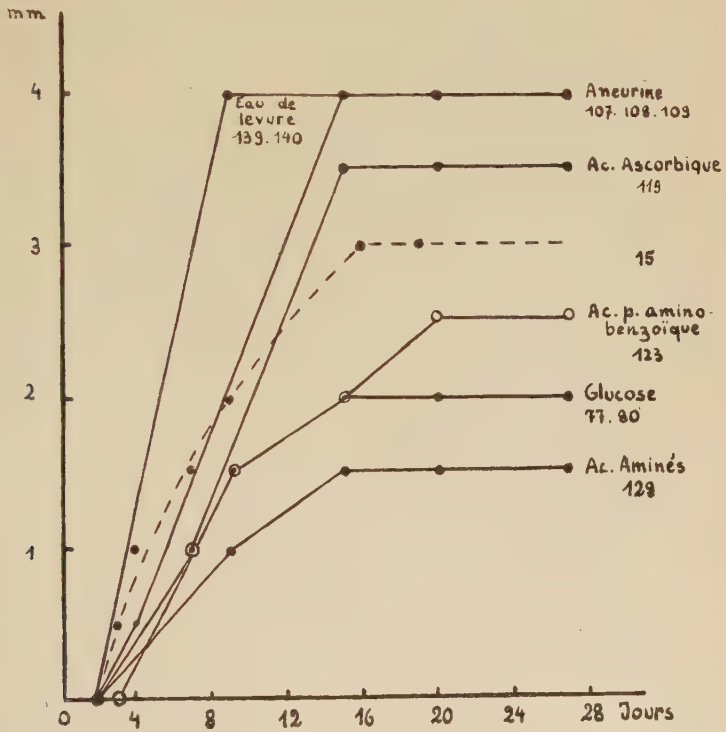



DIAGRAMME 7. — *En trait plein* : courbes de croissance du chloronéma à la lumière artificielle sur milieu de Marchal en présence de diverses substances.

*En pointillé* : courbe de croissance du chloronéma à la lumière artificielle sur milieu de Marchal seul. Nous avons reproduit la courbe de la culture 15 qui représente la croissance maximum que nous ayons jamais observé en lumière artificielle sur milieu de Marchal seul.

On voit que en présence d'eau de Levure, d'Aneurine et peut-être d'acide ascorbique, la croissance est accélérée. Les autres substances utilisées n'ont pas d'effet activant. Les courbes ont l'allure normale (Cf. diagramme 2).

En aucun cas, on n'observe de reprise de croissance après l'établissement du plateau = *pas de caulonéma.*

TABLEAU IX.

| Produit | N° de l'erlenmeyer | Date de la germination | Hauteur au 4e J. après la germination mm | H 9e j. mm | H 15e j. mm | H 20e j. mm | H 27e j. mm | Caulonéma |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| + *Glucose* | 77 | 2e jour | — | 1,5 | 2 | 2 | 2 | — |
| | 78 | 2e j | — | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | — |
| | 80 | 2e j | — | 1,5 | 2 | 2 | 2 | — |
| + *Aneurine* | 107 | 2e j | 0,5 | 2 | 4 | 4 | 4 | — |
| | 108 | 2e j | — | 2 | 4 | 4 | 4 | — |
| | 109 | 2e j | 0,5 | 2 | 3,5 | 3,5 | 3,5 | — |
| + *Ac. nicotinique* | 110 | 3e j | — | 1,5 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | — |
| | 111 | 3e j | — | 1,5 | 2 | 2 | 2 | — |
| + *Adénine* | 114 | 2e j | — | — | 1 | 2,5 | 2,5 | — |
| | 115 | 2e j | 0,5 | — | 1,5 | 1,5 | 1,5 | — |
| + *Ac. Ascorbique* | 119 | 2e j | — | 1,5 | 3,5 | 3,5 | 3,5 | — |
| | 121 | 3e j | — | 0,5 | 1 | | | — |
| + Ac. p. amino *benzoïque* | 123 | 3e j | — | 1,5 | 2 | 2,5 | 2,5 | — |
| + *Heteroauxine* | 136 | 3e j | — | 2 | 3 | 3 | 3 | — |
| | 137 | 3e j | — | 2 | 3 | 2,5 | (2,5) | |
| + *Ac. aminé* | 129 | 2e j | — | 1 | 1,5 | 1,5 | 1,5 | — |
| + *Riboflavine* | 141 | 2e j | — | 1,5 | 2,5 | 2,5 | 2,5 | — |
| + *Extrait de levure.* | 139 | 2e j | — | 4 | *Mort.* | | | — |
| | 140 | 2e j | — | 4 | *Mort.* | | | — |

(Comparer au témoin, Tableau III).

La plupart des substances utilisées font se multiplier la cellule apicale du chloronéma qui construit des formations spéciales (fig. 23) ; *mais en aucun cas nous n'avons obtenu de caulonéma.*

Les produits utilisés activent la division cellulaire ; *ils n'ont pas d'effet sur le développement.*

4. — DISCUSSION.

La théorie classique enseigne que le cycle biologique des Mousses comprend trois stades de développement de la spore à la tige : la spore, le protonéma, la tige.

**Les observations que nous avons effectuées nous permettent d'affirmer l'existence de quatre stades au moins : la spore, le chloronéma, le caulonéma la tige porteuse de rhizoïdes. Le chloronéma est incapable de donner naissance à des tiges : celles-ci se forment uniquement sur le caulonéma (schéma de la fig. 24).**

Il est difficile de se rendre compte des relations exactes à faire entre les formes protonémiques décrites par les auteurs et celles que nous observons. Ainsi la forme dite chloronéma de CORRENS peut désigner pour cet auteur aussi bien les filaments

verts caractéristiques du Ier stade du développement que les ramifications du caulonéma.

Nous nous proposons de faire un exposé de ces relations dans un article ultérieur.

SERVETTAZ (1913) semble s'être rendu compte de l'existence du caulonéma. Il distingue une forme rampante et une forme dressée du protonéma, mais la distinction qu'il fait se borne à cela. En fait, SERVETTAZ exprime ainsi les divergences de comportement vis-à-vis de la lumière du chloronéma et du caulonéma. (voir p 55.).

A un autre endroit de son travail SERVETTAZ constate que chez *Phascum cuspidatum* les tiges apparaissent d'abord sur le protonéma qui entoure l'endroit où on a effectué le semis, à une certaine distance de ce semis. Il reproduit une photo de ce phénomène. Il l'explique en invoquant l'effet de la lumière, plus forte, dit-il, sur les bords. Il est à noter que la culture se fait en boîte de Pétri. En réalité, au centre se trouve le chloronéma et sur les bords, le caulonéma. (Cf fig. 22).

* * *

Les résultats des expériences sur les facteurs qui influencent la production du caulonéma par le chloronéma, nous autorisent à formuler les hypothèses suivantes :

**1) la transformation du chloronéma en caulonéma est un phénomène complexe qui précède la formation des tiges et la prépare. *Ce phénomène est réglé par la présence de deux complexes de substances (ou de deux substances) au moins*. (§ C, exp. 1, 2, 3, 4).**

**2) Tous deux sont synthétisés à la lumière naturelle par le chloronéma (§ A et § B exp. 3).**

**3) A la lumière artificielle l'un d'entre eux n'est pas synthétisé par le chloronéma. *Il peut être dans ce cas fourni par certaines moisissures* (§ B exp. 1 et 2, et § C exp. 1).**

**4) Ils diffusent dans l'agar de nos cultures (§ C, exp. 4).**

**Une cinquième hypothèse se dégage de nos observations. Elle résulte du fait que la production de caulonéma a lieu, dans chacune des conditions expérimentées, à une époque bien déterminée. La voici :**

**5) Ces complexes de substances (ou ces substances) n'entrent en action que lorsqu'ils ont atteint tous deux *une certaine concentration dans les cellules*. Cette concentration est obtenue pour la ou les substances provenant du chloronéma entre le 25e et le 45e jour ; en un temps plus court (10 jours?) pour celles qui proviennent de la moisissure.**

Ces cinq hypothèses expliquent l'ensemble des faits que nous avons observés, en particulier, les expériences concernant l'action des moisissures sur la formation du caulonéma (§ C) :

1re *expérience*. La ou les substances manquant en lumière artificielle sont fournies par des moisissures. Il faut attendre 25 à 45 jours pour que la ou les substances synthétisées par le chloronéma soient en concentration utile.

2e *expérience.* La ou les substances manquant en lumière artificielle sont fournies par la moisissure en un temps très court et utilisées par le chloronéma immédiatement (le tout en 5 jours et 9 jours au minimum). On peut introduire la moisissure fort tard, le caulonéma apparaît dans les limites de temps normales.

3e *expérience.* La ou les substances synthétisées par le chloronéma ne sont en concentration utile qu'entre le 25e et le 45e jour.

4e *expérience.*

dans la 1re série : [ (Chl) + S], la ou les substances provenant de la moisissure sont absentes.

dans la 2e série : [ (Chl + Pen) + S], la ou les substances provenant du chloronéma et celles provenant de la moisissure sont présentes d'emblée.

dans la 3e série : [ (Chl) + Pen + S], la ou les substances provenant de la moisissure sont absentes au début. Elles ne sont à la concentration désirée qu'au bout de 15 à 17 jours.

On remarque que dans la 2e expérience, la concentration utile des substances provenant de la moisissure est obtenue en cinq jours dans une série et en 9 dans une autre, alors que dans la 3e série de la 4e expérience, il faut attendre 15 à 17 jours.

Il est évident qu'une étude approfondie, quantitativement très précise de ces phénomènes doit être entreprise.

Nous tenons à remercier vivement Monsieur le Professeur Bouillenne pour l'aide précieuse et les conseils qu'il ne nous a pas épargnés au cours de la réalisation de ce travail.

*Laboratoire de physiologie végétale*
*de l'Université de Liège* — 1946.

## LITTÉRATURE


1. Chalaud G., *Germination des spores et phase protonémique.* Manual of Byology, p. 89-108, 1932.
2. Correns C., *Untersuchungen über die Vermehrung der Laubmoose durch Brutorgane und Stecklinge.* Jena 1899.
3. Garner et Allard, *Effect of the relative lenght of day and night on flowering and fruiting of Plants.* Smithsonian report : p 569-588, 1920.
4. Gautheret R. J., *Manuel technique de Culture des tissus végétaux.* Paris 1942.
5. Hämmerling J., *Entwicklungs physiologische und genetische Grundlagen der Formbildung bei der Schirmalge Acetabularia.* Naturiwssenschaften **22**, 1934.
6. Kuhn R. et Moewus F., *Naturwis.* **73**, 547, 1940.
7. Lysenko, *Fundamental results of research on vernalisation of agricultural plants.* Bull. Jarovizacii **4**, 1-57, 1932 :
   Lysenko, *Physiology of Plant development in Breeking work.* Semenovadstro, **2**, 20-31, 1934.
8. Marchal El. et Em., *Recherches expérimentales sur la sexualité des spores chez les mousses dioïques.* Mém. Ac. Sc. Nat. Bruxelles 1906.
   Marchal El. et Em., *Aposporie et sexualité chez les Mousses.* Bull. Acad. Roy. Belg. I 1907. II 1909. III 1911.
9. Muller Thurgau H., *Die Sporenvorkeime und Zweigvorkeime.* Arbeiten der Bot. Instituts in Würzburg. 1°. Band, p. 475-499.
10. Servettaz C., *Recherches expérimentales sur le développement et la nutrition des mousses en milieu stéritilisé.* Annales des Sc. Nat. 9e Série : **17** : 111-223, 1913.

## EXPLICATION DES FIGURES

Fig. 1 : *Cellule apicale de chloronéma.* 500 X.

Le noyau n'est pas visible. En pointillé, les chloroplastes appliqués contre la membrane inférieure, vus de face. En traits pleins, les chloroplastes, vus de côté. En A. B. C. et D. des chloroplastes qui se divisent ou viennent de se diviser.

Les chloroplastes du plan supérieur ne sont pas représentés. La paroi transversale est perpendiculaire à l'axe de croissance (Cf. fig. 9).

Fig. 2 : *Filaments de chloronéma et la spore dans une culture de* 10 *jours.* 150 X.

La germination de la spore S a donné trois filaments de chloronéma. Le filament de droite subit une dégénérescence marquée (qui s'étendra au 20e jour à tous les filaments).

Toutes les parois transversales sont perpendiculaires à l'axe de croissance. Pas de noyaux visibles. Gros chloroplastes bien visibles et peu nombreux.

Fig. 3 : *Cellules de chloronéma dont le contenu s'altère.* 210 X.

On voit en (A) les chloroplastes qui dégénèrent.

Fig. 4 : *Cellule apicale de chloronéma vidée de son contenu.* 210 X.

Fig. 5 : *Cellule de chloronéma en train de brunir.* 210 X.

A gauche et à droite, les deux cellules adjacentes sont vides, mais ne brunissent pas.

On voit nettement en (A) des taches plus brunes dans la membrane. En (B) le pigment se concentre contre la paroi.

Plus de structures intracellulaires visibles.

Fig. 6 : *Production de Caulonéma par le Chloronéma.* 56 X.

Dans le coin inférieur gauche, un amas de filaments de chloronéma (a). Un de ces filaments se ramifie en (B) et donne un grand nombre de filaments dont un va vers la droite (C) : il s'agit d'un filament principal de caulonéma ; on voit très bien les ramifications (R) très chlorophylliennes. (Cf. fig. 8).

On remarque que les cellules des filaments de chloronéma (a) sont pour la plupart vides de leur contenu — certaines sont gonflées (A).

Bien que la photo a été prise à travers l'agar, sans qu'aucun filament soit dérangé, on constate que le filament de chloronéma qui s'est ramifié en (B) est cassé en deux endroits (E) et (F). On voit en (D) qu'une substance diffuse dans l'agar à partir du chloronéma qui brunit. Cette substance est brune.

Fig. 7 : *Deux extrémités de filament principal de Caulonéma.* 75 X.

Photographie faite à travers l'agar.

Les ramifications du filament principal sont disposées très *régulièrement. Chaque cellule* du filament principal porte une ramification : cette ramification est d'autant plus longue que la cellule qui lui a donné naissance est plus âgée.

On voit que les deux filaments se présentent de la même façon.

Fig. 8 : *Filament principal du Caulonéma* (P) *et ses ramifications* (R) *(partie moyenne du filament principal).* 75 X.

Fig. 9 : *Dessin de la cellule apicale d'un filament principal de Caulonéma* (à comparer avec la Fig. I). 500 X.

(N) = le noyau. En (A), (B) et (C), figures de divisions de chloroplastes ; on remarque qu'elles sont voisines du noyau.

Fig. 10 : *Cellule apicale d'un filament principal de Caulonéma.* 175 X.

On voit en (A) que la membrane transversale est oblique

En (N) le noyau avec son gros nucléole particulièrement bien visible.

Les chloroplastes, si petits qu'on les devine à peine, sont concentrés vers l'avant.

Fig. 11 : *Extrémité d'une cellule apicale de filament principal de Caulonéma.* 210 X.

On voit le nucléole (N) bien visible et les chloroplastes très nombreux et ronds.

Fig. 12 : *Cellule du filament principal du Caulonéma voisine de la cellule apicale.* 175 X.
En N, le noyau bien visible.
Petit nombre de chloroplastes, concentrés contre la paroi apicale. Membrane transversale apicale visible et oblique. En (A) et (B) hernies caractéristiques d'une ramification qui se forme à partir du filament principal.

Fig. 13 : *Ramification du filament principal de Caulonéma (cellule apicale)* 680 X.
La forme trapue et le grand nombre de chloroplastes sont très typiques. Le noyau est invisible. La membrane transversale est perpendiculaire à l'axe de croissance.

Fig. 14 : *Schémas de la formation du Bourgeon.*
Explications dans le texte.

Fig. 15 : *Bourgeon au stade représenté en* 3 *sur la fig.* 14.
Les lettres affectées aux cellules correspondent à celles de la fig. 14. On constate que le bourgeon est inversé par rapport à cette figure.

Fig. 16 : *Bourgeon au moment de la formation des rhizoïdes.*
P = filament principal de Caulonéma
R = sa ramification
C = rhizoides
D = cellule apicale de la tige.

Fig. 17 : *Culture pure à la lumière artificielle continue âgée de* 40 *jours.*
On voit les filaments de chloronéma dressés en pinceaux vers la source fixe de lumière.

Fig. 18 : *Culture obtenue dans les mêmes conditions que celle de la fig.* 17 *et du même âge, mais infectée.*
En (A), on voit les filaments de chloronéma dressés.
En (B), le Caulonéma qui s'étend à la surface de l'agar et grimpe sur les parois. Il est déjà porteur de bourgeons de tiges en (C).

Fig. 19 : *Trois tubes à essais contenant des cultures pures âgées de* 75 *j. élevées à la lumière artificielle continue.*
On ne voit que du Chloronéma dressé vers la lumière.

Fig. 20 : *Trois tubes à essais contenant des cultures de même âge que celles de le fig.* 19, *élevées dans les mêmes conditions, mais en présence de Penicillium.*
Les tiges sont fortement développées. On voit un filament principal de Caulonéma en (A) portant une tige avec ses rhizoïdes (R) dirigés en faisceau divergent vers le bas.

Fig. 21 : *Aspect d'une culture pure à la lumière naturelle, âgée de* 43 *jours.*
Au centre (A) le chloronéma, d'où partent des filaments rayonnant (B) de Caulonéma.

Fig. 22 : *Caulonéma porteur de Bourgeons qui évoluent en tige.* 7,5 X.
En (A) l'emplacement du Chloronéma d'où partent les filaments principaux (P) de Caulonéma.
En (B) un Bourgeon de tige. On voit très bien qu'il est placé contre le filament principal (sur la cellule de base d'une ramification). A sa base, des filaments rectilignes qui divergent en faisceaux : les rhizoïdes. La même chose se présente en (C), en (D), etc...

Fig. 23 : *Formations spéciales obtenues en présence de différentes substances.*
37 : acide ascorbique 2 mgr °/₀₀
38 : acide nicotinique 1 mgr °/₀₀
39 : glucose 1,5 gr %
40 : riboflavine 1 mgr °/₀₀
41 : aneurine 1 mgr °/₀₀
sur la fig. 37 : S = spore
C = filament de chloronéma.

Fig 24 : *Schéma représentant les stades de développement de la spore à la tige chez Funaria Hygrométrica.* L.

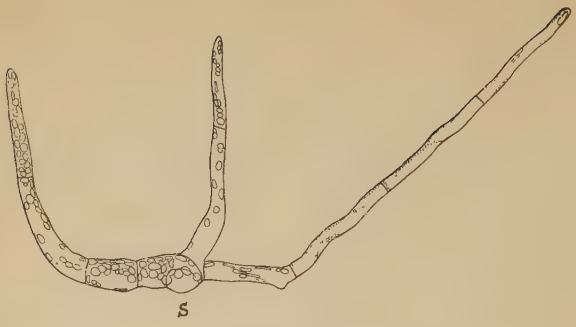



FIG. 2.

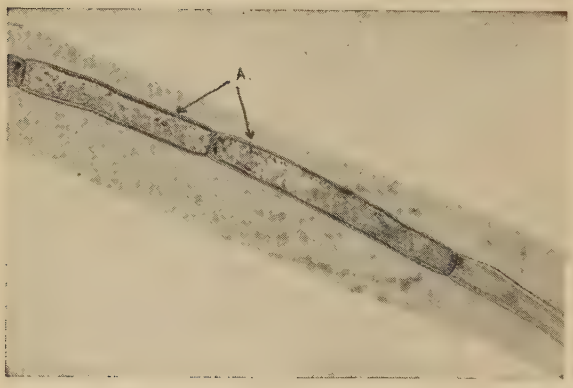



FIG. 3.

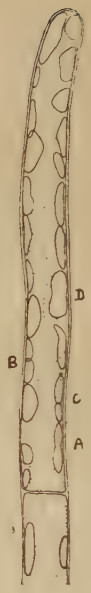



FIG. 1.

FIG. 4.

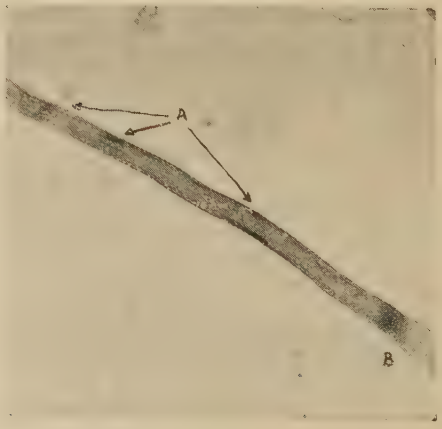



FIG. 5.

← Fig. 6.

Fig. 9.

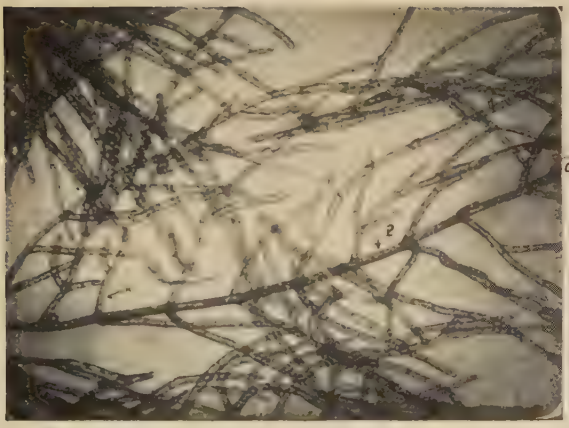



Fig. 8.

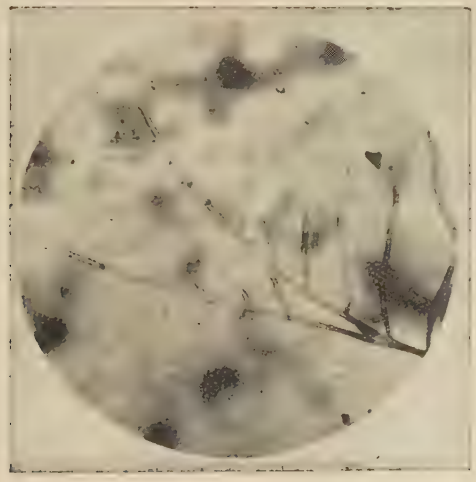


Fig. 7.

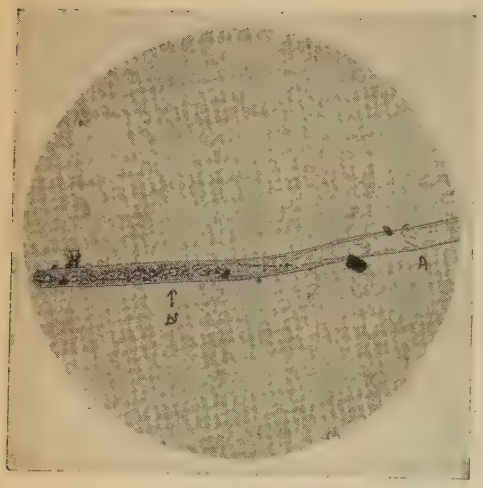



FIG. 10.

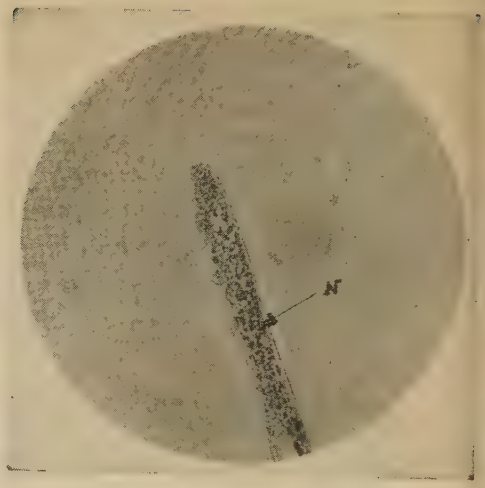



FIG. 11.

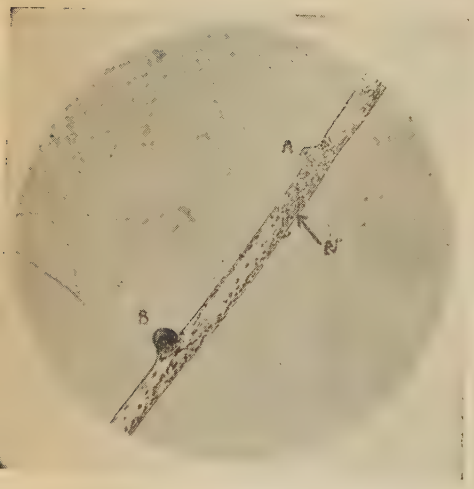



FIG. 12.

FIG. 13.

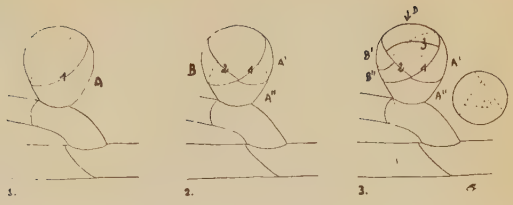


FIG. 14.

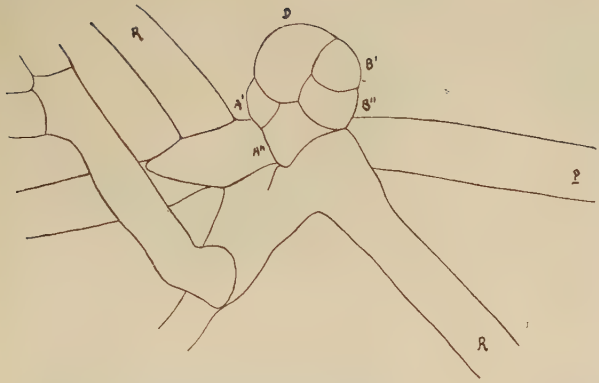


FIG. 15.

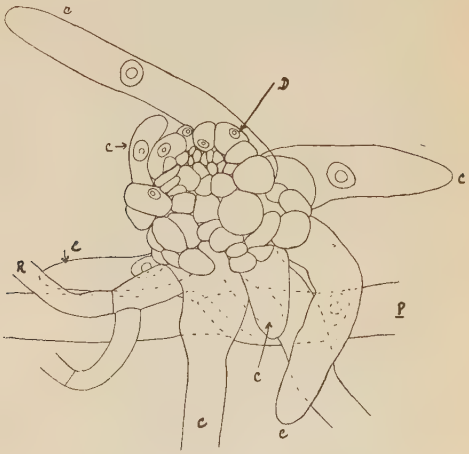


FIG. 16.

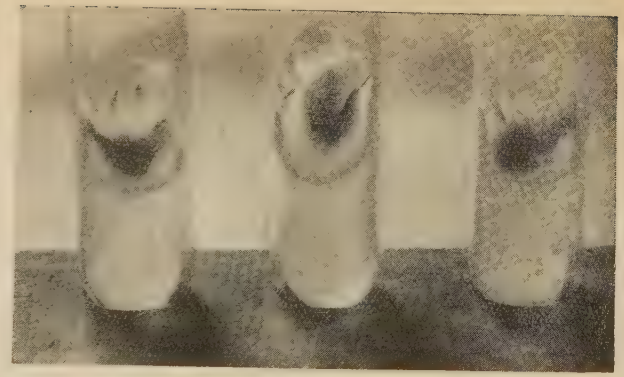


FIG. 19.

FIG. 17.

FIG. 20

FIG. 18

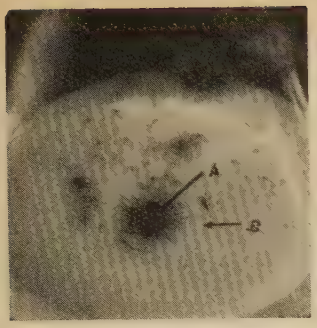



FIG. 21.

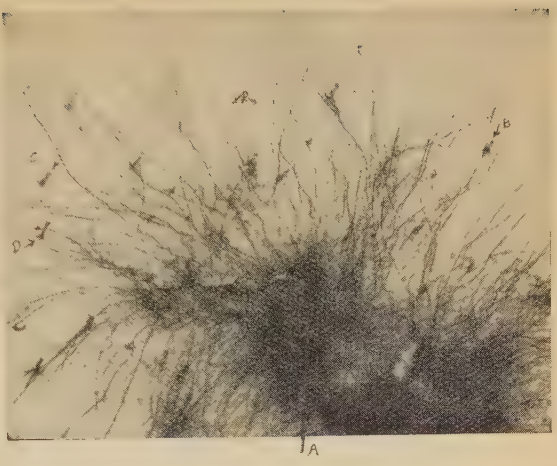



FIG. 22.

FIG. 23.

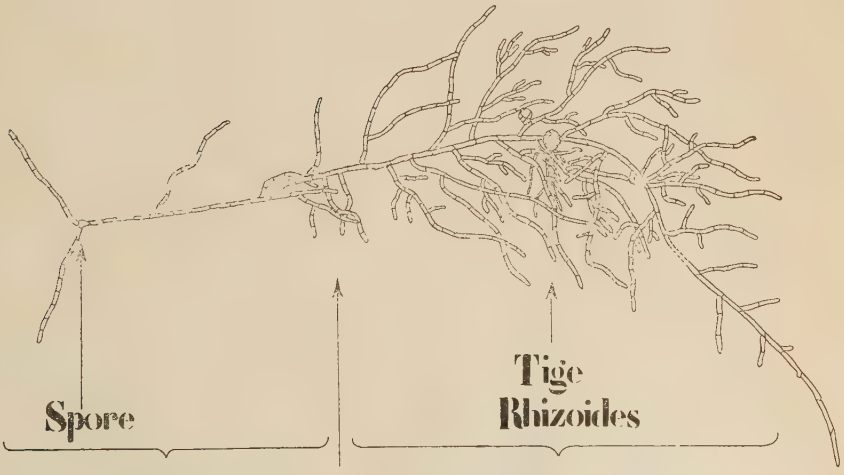



FIG. 24

# LE SACCHAROSE DANS LA BETTERAVE

par R. BOUILLENNE
Professeur à l'Université de Liége
et A. WILLAM
Chef de Travaux à l'Université de Liége.

---

La forte teneur en saccharose de la racine et de la tige de betterave adulte doit trouver son explication dans la biologie de la plante, depuis sa germination jusqu'à sa maturité. R. BOUILLENNE, P. KRONACKER et J. de ROUBAIX (1940), (4); H. COLIN (1939), (5).

Cependant, les processus physiologiques les plus directement liés au problème de la saccharogénie sont:

1) le pouvoir photosynthétique des limbes foliaires,

2) la translocation des glucides et l'origine du saccharose,

3) la mise en réserve du saccharose dans la tige et la racine tubérisées.

Le but de cet exposé est une mise au point des vues actuelles sur ces trois fonctions. Nous en déduirons l'orientation à imprimer aux recherches qui tentent à élucider la question importante du saccharose dans la betterave.

## PHOTOSYNTHESE

La formation des glucides dans les cellules chlorophylliennes vivantes, exposées à la lumière, à partir du gaz carbonique et d'eau est une question d'une grande complexité. Aussi, n'est-il pas surprenant de constater que nous ne possédons que des données peu précises sur les facteurs externes et internes influençant la réaction, sur le mécanisme physico-chimique de celle-ci et même sur la nature des premiers produits formés.

Nos connaissances n'ont guère progressé depuis 1940.

Les chercheurs s'attachent particulièrement à l'étude des chloroplastes, leur nature chimique, leur structure physique, G.-M. BOR (1942), (1).

Ces organites, dans certains cas, ont pu être isolés des cellules et des tentatives sont faites afin de réaliser la photosynthèse à l'aide de ceux-ci, in vitro, E.-A. BOYCHENKO (1944), (2).

Une hypothèse récente d'EMERSON (1944), (9), permet d'entrevoir le mécanisme de cette réaction: le rôle de la chlorophylle consisterait uniquement à capter l'énergie solaire et à l'accumuler dans une liaison riche en calories analogue à celle de l'adenosine triphosphate (A. T. P.).

Toutes les autres réactions de synthèse peuvent se réaliser à l'obscurité.

Par ailleurs, afin de déterminer la nature des premiers produits formés, on utilise les isotopes lourds du carbone ($C_{11}$ et $C_{13}$), que l'on fait absorber par les feuilles durant la photosynthèse sous forme de gaz carbonique, G.-S. RABIDEAU et O.-G. BURR (1945), (20).

L'influence des facteurs externes sur l'élaboration des glucides dans les feuilles de betterave est bien connue grâce aux travaux de J. de ROUBAIX (1941), (21).

Cet auteur a montré que, dans le cas d'un air saturé de vapeur d'eau, la faible teneur en $CO^2$ de l'air limite l'action photosynthétique de feuilles détachées.

L'optimum de température se situe entre 22 et 28 degrés; l'influence de la lumière se marque surtout aux faibles éclairements, quoiqu'elle soit favorable jusqu'au plein soleil d'été; tout excès de $CO_2$ dans l'air augmente dans des proportions considérables le pouvoir assimilateur des limbes et renforce l'action favorable des autres facteurs: température et lumière.

Si l'on s'en réfère aux chiffres de cet auteur dans des conditions normales d'éclairement, de teneur en $CO_2$, de température, 50 cm² de limbe foliaire édifie 5 mgr. de sucre en une heure. Or, une betterave peu à peu forme au cours de la végétation 60 feuilles; soit 15 feuilles qui photosynthétisent en même temps durant cinq mois de culture à raison de 12 H. d'éclairement journalier. Si l'on estime que la surface moyenne d'un limbe foliaire est de 100 cm², on constate que la quantité de sucre élaborée dans le bouquet foliaire est de 270 grs.

$$\frac{5 \text{ mgrs.} \times 15 \times 100 \times 150 \times 12}{50} = 270 \text{ grs.}$$

Compte tenu des pertes en sucre dues à la respiration et à l'édification des cellules, on dépasse de loin le pourcentage en saccharose des meilleures variétés sucrières si tout ce sucre migrait vers la tige et la racine.

En fait, la photosynthèse est ralentie par l'accumulation des produits formés. L'engorgement glucidique des limbes de betteraves en fin de journée est un phénomène bien connu; non seulement les réducteurs et le saccharose s'accumulent, mais également l'amidon, A. WILLAM (1945), (24).

F. WENT, dans un récent travail sur la tomate, a cité le chiffre de 20 % comme teneur glucidique optimale tolérée par le protoplasme des cellules chlorophylliennes, (1946), (22).

La photosynthèse ne semble pas être le processus limitant dans la teneur en sucre des racines. La puissance photosynthétique des limbes dépasse largement la capacité de translocation et d'accumulation.

OKANENKO, en 1937 (18) déjà, avait démontré, par des expériences de greffes de feuilles de fourragères sur des sucrières et inversement, que la racine de betterave sucrière contient à peu près autant de sucre lorsqu'elle est munie de ses propres feuilles, qu'avec des feuilles greffées de betterave fourragère.

Ainsi, il semble acquis que la quantité de sucre d'une betterave est surtout fonction de la racine et non des feuilles.

## TRANSLOCATION

L'analyse révèle que le contenu glucidique des feuilles est tout à fait différent de celui des racines. Les feuilles renferment des sucres réducteurs (glucose, lévulose), en quantité appréciable, du saccharose en proportion minime, de l'amidon, des dextrines, tandis que les racines ne contiennent que des traces de réducteurs, pas de dextrines ni d'amidon mais, par contre, elles sont gorgées de saccharose.

D'où celui-ci provient-il ?

Sa synthèse a-t-elle lieu dans des endroits déterminés de la tige ou de la racine aux dépens des réducteurs délivrés par les feuilles ?

Doit-on rechercher son origine uniquement dans le saccharose cédé par le bouquet foliaire ?

Faut-il envisager une solution intermédiaire entre ces deux extrêmes ?

L'un de nous s'est particulièrement attaché, au cours de ces dernières années, à répondre à ces questions en les plaçant dans leur cadre réel, qui est celui de la translocation, A. WILLAM (1945) (23) (24).

Il ne s'agit pas, en effet, de faire une étude statique de la répartition des glucides dans les divers membres (limbe, pétiole, tige, racine) de la betterave, encore faut-il réaliser une étude dynamique du mouvement de chaque produit glucidique, en déterminer la direction, le sens, la vitesse non seulement dans chaque membre, mais également et surtout dans les différents tissus.

Les dosages ont porté sur les trois glucides qui, présents dans les limbes, sont susceptibles d'être transloqués comme tels vers la racine, à savoir le glucose, le lévulose et le saccharose.

La répartition des glucose, lévulose et saccharose dans les divers membres et parties de membres de betteraves sucrières adultes est résumée dans le Tableau I :

TABLEAU I.

**Teneur en glucides des betteraves adultes.**

| | Saccharose | Glucose | Lévulose |
|---|---|---|---|
| Limbe | 0,3 % | 0,6 % | 1 % |
| Nervure secondaire | 0,1 | 0,6 | 0,6 |
| Nervure primaire | 0,4 | 1,5 | 0,6 |
| Nervure principale | 0,75 | 1,5 | 0,8 |
| Portion supérieure du pétiole | 0,3 | 2,5 | 0,75 |
| Portion inférieure du pétiole | 0,7 | 2,2 | 0,5 |
| Tige | 11 | 0,2 | trace |
| Racine | 15. | 0,1 | 0,0 |

Grâce à la mise au point d'une technique originale, les tissus conducteurs (faisceaux libéro-ligneux) ont pu être séparés des tissus conjonctifs (parenchyme) des pétioles.

Les analyses de sucre ont porté sur ces différents tissus séparément. Au cours de nombreuses expériences, nous avons constaté les faits suivants :

1. — La teneur en saccharose des tissus conducteurs du pétiole est beaucoup plus considérable que celle du parenchyme (Tableau II).

TABLEAU II.

**Glucides du parenchyme et des faisceaux du pétiole.**

| N° d'ordre de l'échantillon | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Date de l'analyse | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 | 23/6 43 | 23/6 44 | 16/8 44 | 6/9 43 | 14/9 43 | 22/9 43 |
| Bouquet foliaire | A | A | B | B | B | C | A | A | B | B | B | C | A | A | B | B | B | C |
| Nature des glucides | Totaux | | | | | | Réducteurs | | | | | | Saccharose | | | | | |
| Parenchyme | 2,52 | 1,46 | 3,71 | 3,39 | 2,94 | 3,18 | 2,42 | 1,35 | 3,34 | 3,25 | 2,83 | 2,82 | 0,09 | 0,10 | 0,35 | 0,13 | 0,10 | 0,34 |
| Faisceaux | 3,82 | 4,90 | 6,48 | 5,52 | 5,34 | 4,34 | 1,35 | 2,36 | 2,11 | 1,34 | 1,89 | 0,89 | 2,36 | 2,42 | 4,17 | 3,98 | 3,29 | 3,30 |
| Nature des glucides | Lévulose | | | | | | Glucose | | | | | | | | | | | |
| Parenchyme | 0,47 | 0,35 | 0,84 | 0,80 | 0,63 | 0,70 | 1,95 | 1,00 | 2,50 | 2,45 | 2,20 | 2,12 | | | | | | |
| Faisceaux | Trace | 0,00 | 0,00 | 0,10 | 0,00 | Trace | 1,35 | 2,36 | 2,11 | 1,24 | 1,89 | 0,89 | | | | | | |

Par contre, le parenchyme est plus riche que les faisceaux en glucose et en lévulose. Le lévulose est le plus souvent absent des tissus vasculaires.

Dans la tige, à l'instar de ce qui existe dans les pétioles, le saccharose est surtout concentré dans la région périphérique, riche en éléments vasculaires, et non dans la moëlle.

Le fait que le saccharose existe en fortes concentrations surtout dans les éléments vasculaires de la tige et des pétioles permet d'expliquer la variation importante du pourcentage en sucre des deux organes.

Elle est due à la forte différence de densité des faisceaux entre la base du pétiole et la portion externe de la tige et non à une polymérisation des réducteurs en saccharose à cet endroit comme le pensait COLIN en 1916 (6).

Cela se comprend aisément si l'on tient compte de la structure vasculaire des pétioles et des tiges (*).

Le Tableau III permet de se rendre compte, 1° de la teneur en saccharose du pétiole et de la tige, selon que l'on analyse l'organe entier ou simplement les faisceaux, 2° du volume occupé par l'ensemble des faisceaux dans ces deux organes.

TABLEAU III.

**Teneur en saccharose des pétioles et des tiges.**

| Niveau du prélèvement | % en sacchar. dans l'organe | % en sacchar. des faisceaux | Volume relatif des faisceaux dans l'organe |
|---|---|---|---|
| Portion supérieure du pétiole | 0,3 % | 4 % | 6 % |
| Portion inférieure du pétiole | 0,7 % | 6 % | 10 % |
| Tige | 11 % | 16 % | 23 % |

2. — Dans les pétioles, seuls les faisceaux participent activement aux mouvements de transfert des glucides venant des limbes vers la tige.

Les glucides du parenchyme pétiolaire ne prennent point part à cette translocation si ce n'est par un mouvement lent de diffusion.

Dans les faisceaux des pétioles, le saccharose seul est en mouvement. Il circule en direction basipète. Les sucres réducteurs n'y sont pas en mouvement. Ils se polymérisent rapidement en saccharose.

Ce fait a été démontré expérimentalement en plongeant des faisceaux libéro-ligneux dans des solutions de réducteurs. Ces tissus sont doués d'un pouvoir de polymérisation assez prononcé. Par contre, les tissus parenchymateux du pétiole ne semblent pas doués de cette propriété.

Les réducteurs du pétiole élaborés par photosynthèse se polymérisent en saccharose lors de leur passage dans les tissus conducteurs.

(*) La betterave est une plante à rosette pendant la première année de sa vie. Les entre-nœuds de la tige restent extrêmement courts. De plus, le nombre de feuilles que porte la tige, 60 environ au cours de la saison, et le nombre correspondant de nœuds rassemblent, sur la hauteur fort réduite de la tige, un réseau vasculaire abondant, serré et périphérique.

Ces expériences nous amènent à formuler une nouvelle théorie de la saccharogénie de la betterave que l'on peut énoncer comme suit (WILLAM 1945) (24) :

LES GLUCIDES ELABORES DANS LES PARENCHYMES CHLOROPHYLLIENS ARRIVENT SOUS FORME DE REDUCTEURS JUSQU'AUX TISSUS CONDUCTEURS DE LA FEUILLE.

ILS SE POLYMERISENT EN SACCHAROSE AU SEIN DU LIBER ET LE SACCHAROSE EST TRANSLOQUE TEL QUEL VERS LA TIGE ET LA RACINE.

L'étude physiologique de la translocation des glucides dans la betterave, c'est-à-dire l'action des facteurs internes et externes influençant le phénomène ainsi que le mécanisme du transport, n'a pas encore été réellement entamée.

La plupart des auteurs se sont contentés, en effet, d'analyser des organes ou des portions d'organes. Les résultats obtenus par cette technique ne peuvent être pris en considération dans l'étude de la translocation. Ils ne permettent pas, en effet, de faire une distinction nette entre les substances constitutives ou mises en réserve dans ces organes et les substances qui sont réellement en mouvement.

Si cette affirmation devait être démontrée expérimentalement, on ne pourrait trouver de plus bel exemple que les recherches classiques de A. COLIN (1916), (6), sur la Saccharogénie. COLIN n'aurait vraisemblablement pas émis sa théorie de la polymérisation des réducteurs en saccharose à l'entrée de la tige, si au lieu de doser les sucres dans les pétioles, il les avait dosés dans les faisceaux (1916) (6).

Ainsi que nous venons de le démontrer, l'étude de la translocation des glucides dans la betterave est liée intimement au problème de la synthèse du saccharose.

Quels sont donc les facteurs qui interviennent dans la polymérisation des réducteurs en sucre cristallisable ?

## SYNTHESE DU SACCHAROSE.

En 1939, O.-A. LEONARD (14) pouvait résumer comme suit l'état des connaissances sur la formation du saccharose dans les feuilles des plantes supérieures à partir de réducteurs élaborés par photosynthèse ou administrés expérimentalement aux limbes :

1. — L'invertase qui catalyse la réaction d'hydrolyse ne semble pas intervenir dans la synthèse du saccharose. (NURMIA, M., 1935) (16), (LEONARD, O.-A., 1938) (15).

Cette observation était corroborée par le travail de GRANT (1936) (10) sur l'origine du lactose dans les glandes mammaires en l'absence de $\beta$ galactosidase.

2. — La chlorophylle n'est pas indispensable (C. HARTT, 1937) (12, 11), ni la lumière (WARNER, 1932) (25), (M. NURMIA, 1935) (16), (C. HARTT, 1937) (12, 11), (O.-A. LEONARD, 1938) (15).

3. — L'oxygène est nécessaire (BOYSEN-JENSEN, 1912) (3) (NELSON, J.-M. et AUCHINGLOSS, R., 1933) (17), (LEONARD, O.-A., 1939) (14).

Les cellules au sein desquelles s'effectue la synthèse doivent être bien vivantes et manifester une respiration aérobique.

4. — La teneur en eau joue un rôle important, une certaine siccité favorisant la synthèse (O.-A. LEONARD, 1939) (14).

5. — L'âge physiologique de la feuille intervient, la sénilité ralentissant la réaction (LEONARD, 1939) (14).

6. — Le saccharose peut être obtenu non seulement à partir de sucre interverti mais également à partir de glucose, de fructose, de maltose, de lactose, etc. (O.-A. LEONARD, 1939) (14).

7. — Quant au mécanisme de la formation du saccharose, A. OPARIN et A. KURSANOV (1931) (19), A. KURSANOV et N. KRYUKOVA (1939) (13) ont suggéré que les sucres phosphorylés joueraient un rôle.

Les découvertes de C.-F. CORI et G.-T. CORI (7) sur la synthèse de l'amidon et du glycogène à partir d'esters phosphoriques du glucose, laissaient entrevoir cette nouvelle voie.

L'ensemble de ces différents points a été confirmé par Constance HARTT qui étudie cette question sur la canne à sucre (12) (11).

Selon cet auteur, le saccharose peut être polymérisé non seulement dans les limbes mais aussi dans les gaines foliaires, les tiges et les racines de canne à sucre.

Dans le but de déterminer le mécanisme de cette action, Hartt mélange aux solutions de réducteurs qu'elle fait absorber aux feuilles, des sels minéraux (nitrate, phosphate), des vitamines, des hormones, des enzymes, des inhibiteurs spécifiques.

Les conclusions de son travail sont dans la ligne des hypothèses et théories récentes sur la saccharogénie, et dénombrent les principales étapes de cette synthèse :

1) La phosphorylation du glucose au dépens des liaisons phosphorées que LIPMAN appelle «liaisons riches en énergie» (12.000 calories) et notamment de l'adénosine triphosphate présent dans les tissus végétaux.

Cette phosphorylation est réalisée par une hexokinase qui a été récemment isolé à l'état pur par CORI et ses élèves.

glucose + A. T. P. = glucose 6 phosphate + A. D. P. (*)

2) Le glucose 6 phosphate est transformé en fructose 6 phosphate (phosphohexoisomerase).

3) Celui-ci en fructose 1 — 6 diphosphate par une phosphorylase.

4) Union du glucose et du fructose 1 — 6 diphosphate grâce à l'énergie libérée par les phosphorylations pour former du saccharose diphosphate.

5) Enfin dans une dernière réaction de déphosphorylation du saccharose diphosphate en saccharose, intervient de nouveau une phosphatase, qui porterait le radical phosphate sur un accepteur d'acide phosphorique qui serait soit la thiamine, soit la riboflavine.

---

(*) A T P = adenosine triphosphate,
A D P = adenosine diphosphate.

Si l'on prend comme point de départ le fructose, les étapes du processus général comportent la phosphorylation du fructose en fructose 6 phosphate dont une partie est transformée en fructose 1 — 6 phosphate tandis que l'autre est transformée en glucose 6 phosphate, puis en glucose pour obtenir les deux parties de la réaction de synthèse proprement dite.

D'après les expériences réalisées à l'Institut de Botanique de l'Université de Liége (1946) sur ce sujet, il apparaît que des fragments de limbes foliaires de betterave flottant sur des solutions de sucres réducteurs sont capables de polymériser les oses en saccharose, à l'obscurité, à condition que les tissus soient bien vivants et placés dans de bonnes conditions d'aération; en atmosphère d'azote, il n'y a pas de synthèse (Tableau IV).

TABLEAU IV.

Synthèse du saccharose dans les limbes.

| | Au départ | Tissus vivants dans 5 % Lévulose dans Azote 48 H. | Tissus vivants dans 5 % Lévulose dans Oxygène 48 H. |
|---|---|---|---|
| Totaux | 0,55 % | 1,43 % | 3,35 % |
| Réducteurs | 0,46 | 1,33 | 2,50 |
| Saccharose | 0,08 | 0,09 | 0,81 |
| Lévulose | 0,18 | 1,27 | 2,23 |
| Glucose | 0,28 | trace | 0,17 |

A ces données sur la synthèse in vivo du saccharose viennent s'ajouter les résultats obtenus par voies chimiques et biochimiques.

La synthèse chimique du saccharose a été réalisée on le sait, par PICTET et VOGEL, en soumettant en solution chloroformique des dérivés acétylés du glucose et du fructose à l'action de l'anhydride phosphorique. En réalité, ces auteurs ont obtenu des diholosides non réducteurs qui délivrent à l'hydrolyse du glucose et du fructose mais qui sont différents du saccharose.

C'est l'isosaccharose, qui ne serait rien d'autre que du $\beta$ glucopyranosido $\alpha$ fructofuranose alors que le saccharose vrai est du $\alpha$ glucopyranosido $\beta$ fructofuranose.

La synthèse biochimique a été réalisée par DOUDOROFF, KAPLAN et HASSID en 1943 (8) à l'aide d'une préparation séchée du bactérium *Pseudomonas saccharophila D.*

Ce microorganisme se développe plus aisément sur un substrat contenant des di et triholosides que sur un substrat à base d'hexose.

Lorsque des préparations séchées de ces bactéries, obtenues par centrifugation (lavage et séchage dans le vide) à la température ordinaire, sont mises en solution avec des phosphates au pH 6.3 à 7 en présence de saccharose, on constate une rapide estérification du phosphate inorganique alors qu'en présence de glucose, fructose ou sucre interverti, il n'y a pas apparition d'esters phosphorés.

Cette réaction n'est pas inhibée par les fluorures ni l'iodoacétate et s'effectue en conditions aérobiques aussi bien qu'en conditions anaérobiques.

L'ester phosphoré a été identifié. Il s'agit du glucose 1 phosphate (ester de Cori).

La phosphorylation du saccharose s'effectue suivant le schéma : saccharose + acide phosphorique = glucose 1 phosphate + lévulose.

Du lévulose, en effet, a pu être identifié et dosé lors de cette réaction.

Outre cette propriété d'estérification, la préparation de bactérie manifeste une forte activité d'hydrolyse du saccharose qui aboutit à la formation de sucre interverti.

Dans les conditions favorisant la phosphorylation, les cellules séchées n'ont qu'une très faible action sur l'hydrolyse de l'ester de Cori. Mais, si à la solution de glucose 1 phosphate on ajoute du fructose, il se forme du saccharose rapidement. La réaction mentionnée ci-dessus est donc réversible et les propriétés d'hydrolyse et de phosphorylation du *Pseudomonas saccharophila* peuvent se résumer comme suit :

saccharose + $H_3PO_4$ ⇄ glucose 1 phosphate + fructose

⇅ $H_2O$

glucose + fructose.

Ce procédé d'obtention du saccharose in vitro, s'apparente à celui de l'obtention de l'amidon par l'action de la phosphorylase du muscle sur le glucose 1 phosphate et semble être un processus normal de polymérisation de réducteurs avec perte de molécules d'eau par départ d'acide phosphorique.

Ces deux voies d'étude de la formation du saccharose, synthèse in vivo et synthèse biochimique in vitro, sont-elles similaires ou divergentes ?

L'avenir nous l'apprendra.

## ACCUMULATION

La mise en réserve du saccharose dans la tige et la racine de betterave ne commence que lorsque ces organes tubérisent.

L'accumulation du sucre dans la racine se réalise à mesure que les formations tertiaires (cambium surnuméraire du pivot) apparaissent et se développent. La quantité de sucre que peut renfermer une racine est donc sous la dépendance à la fois de l'anatomie et de la physiologie de cet organe.

ARTSCHWAGER a tenté d'établir un rapport entre le nombre d'anneaux tertiaires et la teneur en sucre. Quoique l'on puisse dire à ce sujet, on sait que les fourragères possèdent à grosseur égale une vascularisation beaucoup moins dense que la sucrière (4).

A ce point de vue, cette dernière pourrait encore être améliorée sensiblement quant à sa teneur en sucre, si, par un procédé quelconque (hormonisation par exemple), on parvenait à différencier les 3 à 5 anneaux de cambium périphérique qui restent à l'état méristématique. Le volume de la racine doublerait tout en conservant une anatomie normale. C'est ce que travaillent actuellement les chercheurs du laboratoire de photosynthèse de Tirlemont.

Dans ce phénomène de mise en réserve, il y a lieu de considérer la perméabilité des cellules au saccharose et leur capacité d'accumuler du sucre. Aucune recherche suivie n'a été publiée sur ce sujet. Le problème reste entier. Si on s'en réfère aux travaux réalisés sur la pénétration et l'accumulation

de sels minéraux (HOAGLAND, F.-C. STEWART, LUNDEGARTH), le métabolisme doit jouer un rôle important.

Les méthodes utilisées actuellement pour l'étude de la pénétration et de l'accumulation, à savoir:

méthodes plasmolytiques

méthodes des coupes immergées dans le liquide ne semblent pas susceptibles d'apporter toute la lumière désirable sur ces processus. Il n'en reste pas moins vrai que le problème de la saccharogénie fera un grand pas en avant lorsque l'on possèdera des données précises sur la pénétration et l'accumulation du saccharose dans les cellules de la tige et de la racine.

Les recherches entreprises sur une grande échelle par le Professeur WENT sur la biologie, la biochimie de la tomate ont amené cet auteur à des considérations théoriques sur l'origine, le transport et l'accumulation du saccharose dans la tomate, la betterave, la canne à sucre, etc...; nous en retiendrons ces deux points forts importants et qui touchent de très près à nos études sur la betterave.

Pour F. WENT: (1945) (22).

1) Le saccharose serait synthétisé dans les chloroplastes des cellules parenchymateuses de la feuille ou près de ceux-ci. Sa teneur dans le cytoplasme où il s'élabore serait du même ordre de grandeur que dans celui (tubes criblés) des cellules conductrices du phloème où il se transloque et dans le cytoplasme des cellules de réserve du fruit où il s'accumule.

Le maximum de concentration (valeur critique) dans le cytoplasme de ces diverses cellules serait le même: 20 %.

2) Il n'y aurait pas de phénomène spécifique d'accumulation dans des cellules ou tissus de réserve mais simplement processus de diffusion dans le cytoplasme des feuilles vers celui des tubes criblés et des organes dits de réserve « en supposant que ceci (20 %) est la concentration maximale à laquelle la photosynthèse peut construire le glucose et que cette concentration est passée des cellules aux tubes criblés puis aux tissus de réserve sans devenir diluée ou détournée dans les vacuoles, une grande simplification est obtenue dans les hypothèses nécessaires pour expliquer le transport du sucre à l'intérieur des plantes ».

Il serait intéressant de vérifier les vues de F. WENT en appliquant à la tomate les techniques d'expérimentation que nous avons utilisées pour l'étude de la saccharogénie de la betterave et, vice versa, en employant sur la betterave les méthodes de Went.

Institut Botanique de l'Université de Liége.
Laboratoire de Physiologie végétale.
Mars 1947.

# BIBLIOGRAPHIE


1. — **G.-M. Bor,** 1942. — Chronica Botanica, VII, n° 2, pp. 66-67.
2. — **E.-A. Boychenko,** 1944. — C. R. Ac. Sci. U. R. S. S. n° 42 (8), pp. 345-347.
3. — **Boysen-Jensen,** 1912. — Biochem. Zeitschr., n° 40, pp. 420-440.
4. **R. Bouillenne, P. Kronacker et J. de Roubaix,** 1940. — Inst. Belge pour l'Amélioration de la Betterave, n° 3, pp. 87-162.
5. — **H. Colin,** 1939. — Inst. Intern. Rech. Betteravière, Bruxelles, 1939.
6. — **H. Colin,** 1916. — Rev. Gén. Bot., tome 28, pp. 289, 321, 368; tome 29, pp. 21, 56, 89 et 113.
7. — **C.-F. Cori** et **G.-T. Cori,** 1936. — Proc. Soc. Exp. Biol. and Med., n° 34, p. 702.
8. — **M. Doudoroff, N. Kaplan** et **W.-Z. Hassid,** 1943. — Journ. Biol. Chem., 1948, n° 1, pp. 67-75.
9. — **R.-L. Emerson, 1944.** — Am. Journ. of Bot, 31 (2), pp. 107-120.
10. — **G.-A. Grant,** 1936. — Bioch. Journ., n° 30, pp. 2027-2035.
11. — **C. Hartt;** 1943. — The Hawaiian Planter's Record, vol. 47, n$^{os}$ 2, 3, 4.
12. — **C. Hartt,** 1944. — Idem, vol. 48, n° 1.
13. — **A. Kursanov** et **N. Kryukova,** 1939. — Biokhimiya, n° 4, p. 229.
14. — **O.-A. Léonard,** 1939. — Am. Journ. of Bot., vol. 26, n° 7, pp. 475-485.
15. — **O.-A. Léonard,** 1938. — Idem, n° 25, pp. 78-83.
16. — **M. Nurmia,** 1935. — An. Acad. Sc. Fennicae, série A, n° 44, pp. 1-105.
17. — **J.-M. Nelson** et **R. Auchincloss,** 1933. — Journ. Am. Chem. Soc., n° 55, pp. 3769-3772.
18. — **Okanenko,** 1937. — Bull. Ac. Sc. U. R. S. S., 6, pp. 1871-1901.
19. — **A. Oparin** et **A. Kursanov,** 1931. — Biochem. Z., 239, I.
20. — **G.-S. Rabideau** et **O.-G. Bura,** 1945. — Am. Journ. of Bot., n° 32, pp. 349-356.
21. — **J. de Roubaix.** — Sucrerie Belge, 1941, pp. 38-45, 59-74.
22. — **F. Went.** — Archives of Biochemistry, 1946, vol. 9, n° 2, pp. 187-200.
23. — **A. William,** 1945. — Sucrerie Belge, n$^{os}$ 4, 5, 6, nov.-déc. 1945.
24. — **A. Willam,** 1945. — Institut Belge pour l'Amélioration de la Betterave, sept.-oct. 1945, n$^{os}$ 5, pp. 255-356.
25. — **Warner,** 1932. — Planta, n° 15, pp. 739-751.

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du 6 décembre 1947.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

# Détermination des facteurs de la rhizogenèse,

par R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND (*)

(*Première note*)

Depuis plusieurs années nous sommes intéressés à la recherche des facteurs de la rhizogénèse. La rhizocaline que nous avons postulée en collaboration avec F. Went en 1933 (4) (1) est, selon nous, le complexe substantiel qui détermine l'orientation de la différenciation des tissus, issus d'un méristème, vers la structure typique d'une racine.

Dans chaque méristème existe un potentiel de différenciation. Celui-ci est polyvalent. Il faut distinguer :

1) les facteurs qui règlent la destinée de chaque cellule nouvelle ; celle-ci devenant une trachée, celle-là un tube grillagé ou une cellule conjonctive, etc... Ces types de cellules sont les mêmes, qu'il s'agisse de tige, de racine ou de feuille et quel que soit le groupe systématique des Angiospermes.

2) les facteurs qui disposent les cellules de différents types suivant un plan de structure d'où résulte l'installation d'une anatomie de racine, plutôt que de tige ou de feuille ;

3) les facteurs qui sont en rapport avec la constitution génétique de l'individu et qui font que la structure de l'organe est d'un modèle caractéristique de Monocotylées plutôt que de Dicotylées. Cette caractérisation peut être plus poussée encore et les dispositions structurales peu-

(*) Présenté par M. É. Marchal.

(1) Les références bibliographiques de cette étude sont reportées à la fin de la seconde note publiée dans ce *Bulletin* pp. 870-882.

vent s'appliquer à une famille ou à un genre et même à une espèce particulière.

La détermination du sort des cellules continue à se réaliser d'une manière habituellement très constante au sein du méristème, car on n'a jamais démontré objectivement à notre connaissance, qu'une tige de Dicotylée prenne les caractéristiques de celle d'une Monocotylée, ni que l'extrémité d'une tige quelconque puisse se mettre à former une structure de racine.

Cependant on observe fréquemment, dans tous les cas de bouturage et de marcottage, que des tiges donnent naissance à des racines *adventives* à partir de certains de leurs tissus (généralement péricycle de Van Tieghem, tissus épidermiques de certaines Crucifères) et on connaît des racines faisant apparaître des bourgeons adventivement sur leurs parties anciennes (Lilas, *Convolvulus arvensis*, etc...).

Les facteurs internes qui contrôlent le jeu des différenciations ne sont pas isolés à l'heure actuelle ; mais l'étude des conditions d'apparition des racines et des bourgeons en néoformation sur tiges, racines ou même feuilles a permis de réaliser certains progrès qui orientent les recherches et suggèrent des vues cohérentes bien que partiellement hypothétiques.

Les travaux récents n'accordent plus guère crédit à l'idée que les oxydations cellulaires posséderaient une valeur morphogénétique directe ; ils postulent l'existence de substances organisatrices de structure. La biochimie cherche à caractériser les corps ou les radicaux fonctionnels, sur lesquels, dans le métabolisme cellulaire, reposent les fonctions spécifiques d'organisation aussi bien chez les animaux que chez les végétaux.

Non seulement la forme, mais aussi la couleur des organes s'avère comme contrôlée par des substances diffusibles. Tatum et Haagen-Smit, 1941 (36) par exemple ont montré que dans la série des réactions qui aboutissent

au pigment brun des yeux des *Drosophiles*, le précurseur est vraisemblablement le l. tryptophane.

Précurseur → V hormone → cn hormone → pigment brun

La V hormone est analogue ou identique à un ester de sucrose et de l. kynurénine ; ce dernier corps se produit dans le métabolisme du l. tryptophane dans un *Bacillus* (sp) nourri en déficience vitaminique (la vitamine $B_6$, pyridoxine).

* * *

La première phytohormone isolée, l'auxine, fut identifiée par son action spécifique sur l'élongation des cellules, Went 1928 (45), Kögl 1934 (22).

Le problème se compliqua lorsqu'il apparut que les auxines (auxines *a* et *b*, hétérauxine ou acide B. indol-acétique (1) ) étaient ou paraissaient être des hormones spécifiques, non seulement de l'élongation cellulaire (croissance) mais aussi de l'inhibition des bourgeons, de la formation et de la croissance des racines, de la division cellulaire (cambium, cals indifférenciés), etc... Thimann et Went, 1934 (38).

Comment expliquer ces actions apparemment spécifiques des auxines dans divers phénomènes de biologie végétale ? Pouvait-on réellement parler de spécificité, alors que les auxines semblaient à cette époque jouer le rôle de porteur général des corrélations ? Divers chercheurs, dès 1935, ont proposé de considérer le rôle des auxines dans ces divers phénomènes comme ayant une

(1) Ce dernier doit être considéré dorénavant comme une phytohormone véritable puisqu'on l'a isolé de nombreux végétaux supérieurs directement ou après hydrolyse d'un précurseur Lefevre, 1938 (25), Avery, 1941 (2), Thimann et Skoog, 1940 (37), Linser 1939-1940 (26), Haagen-Smit, Leech Bergren, (20-21), Larsen, 1944 (23). Jusqu'en 1938, l'ac. B. indol-acétique n'avait été reconnu que dans les organismes inférieurs : Bactéries, Levures, Moisissures.

action indirecte : soit sur le métabolisme cellulaire Bouillenne, 1935-1937 (5, 6), soit sur le transport et la mobilisation des métabolites, Neil Stuart, 1938 (30).

Après 10 ans de recherches, le problème des auxines est déjà fortement éclairci. On sait maintenant que les auxines agissent sur la partie du mécanisme respiratoire cellulaire, intéressant les acides dicarboxyliques à 4 carbones, Albaum, et Commoner, 1941 (1), Commoner et Thimann 1941 (11). Or, ces mêmes acides dicarboxyliques à 4 C. règlent par leur métabolisme oxydatif la pénétration des sels dans les cellules, Commoner et Mazia, 1942, (12) et aussi par voie de conséquence celle de l'eau. 10% environ de la respiration normale d'un Coléoptile d'avoine est contrôlée par l'auxine et cette étape métabolique est indispensable à l'allongement, Went, 1945 (50).

Ce serait donc le système respiratoire énergétique « auxine-déhydrogénase — acides dicarboxyliques à 4 C », qui contrôlerait les phénomènes de croissance. Dans ce système, l'auxine jouerait le rôle de Co-enzyme, Avery, 1941 (3).

Comme le dit F. Went : « This would take auxine completely out of the classification of « stimulant » and make it a specific component of a known chemical reaction. It explains the quantitative relationships between auxin ant growth, its specificity and its indispensability » 1945 (50).

* * *

En ce qui concerne la rhizogénèse, il fut établi en 1933 que la néoformation de racines sur boutures d'*Acalypha* (Went) ou sur hypocotyles de *Impatiens Balsamina* (Bouillenne) était sous la dépendance d'un facteur de nature hormonale que ces auteurs appelèrent *Rhizocaline*, facteur synthétisé dans les feuilles vertes et distribué dans les bourgeons et les graines.

La découverte de l'action radicigène de l'hétérauxine appliquée en concentrations extra-biologiques, suivie de celles des nombreuses « root forming substances » a obscurci le problème véritable de l'organogénèse radiculaire et fait considérer par beaucoup de chercheurs comme improbable l'existence de la « rhizocaline », P. W. Zimmerman, 1935, (56).

Chercher à énumérer les nombreux produits dits radicigènes dont l'action, souvent proche de la toxicité, se révèle par une apparition de racines en nombre plus ou moins considérable, n'apporte aucune solution au problème fondamental de la rhizogénèse, pas plus que la constatation de l'action positive du carotène, Lazar, 1935 (24) sur ce même phénomène ne constitue une explication du rôle du carotène dans la physiologie de la plante.

L'hétéroauxine, aux concentrations pharmacologiques ($10^{-5}$ mol) (1 mgr ‰ et au-delà) a une action aujourd'hui bien établie d'activant métabolique, de mobilisant des matières nutritives vers les endroits d'application, Neil Stuart, 1938 (30) ; Moureau, 1930 (28). Elle provoque une activité mitotique intense, suivie ou non de différenciation radiculaire selon la nature du végétal employé, c'est-à-dire selon que celui-ci contient ou ne contient pas de rhizocaline. Bouillenne, 1935 ; Cooper, 1936 (13) ; Delarge, 1936-1941 (15, 16, 17) ; Went, 1938 ; Moureau, 1940 ; Gautheret, 1942-1944 (18, 19).

On trouvera au tableau I un résumé des principales étapes parcourues par les théories de la rhizogénèse depuis 1933.

Tableau I.

1933 : Bouillenne et Went : Rhizogénèse = Rhizocaline photosynthétisée dans feuilles vertes à la lumière ou mise en réserve dans les graines.

| | |
|---|---|
| 1934 : Thimann et Went : | auxine = rhizocaline. |
| 1934 : Kögl et collaborateurs : | hétéroauxine = rhizocaline. |
| 1935 : Zimmerman et collaborateurs : | découverte de nombreuses « root forming substances » ou hormones radicigènes. |
| 1934 : P. White : | sur cultures in vitro de méristèmes radiculaires : la croissance illimitée des pointes radiculaires en milieu nutritif (contenant de l'extrait de levure) infirme la théorie d'une hormone spécifique fournie par les feuilles et nécessaire à la croissance et à la différenciation radiculaire. |
| 1935 : Bouillenne : | auxine = activant métabolique.<br>rhizocaline = hormone rhizogénique. |
| 1935 : Snow : | Hétéroauxine = cambial growth stimulus. |
| 1936 : Cooper : | no rhizocaline, no roots. |
| 1936 : Delarge : | sur cultures in vitro de méristèmes radiculaires : auxine n'est pas facteur de différenciation des racines latérales.<br>facteur de différenciation = rhizocaline. |
| 1938 : Went : | Rhizocaline + auxine = preparatory reaction (specific)<br>no auxine, no roots.<br>no rhizocaline, no roots. |
| 1939 : Moureau : | 1) comme Snow 1935.<br>2) Hétérauxine = activateur et amplificateur de processus rhizogéniques qui se produisent normalement plus tard ou plus lentement.<br>3) Hétéroauxine = action rhizogénique variable au prorata du nombre de feuilles laissées *à la lumière*. |
| 1939 : Delarge : | L'auxine n'est pas un facteur rhizogène en soi. |
| 1941 : » | |
| 1942 : Gautheret : | Il n'est guère possible de mettre en doute l'existence d'une hormone rhizogène (qui n'est pas l'auxine). |
| 1944 : » | |

On voit donc que les expériences entreprises depuis dix ans pour élucider le rôle des auxines dans la rhizogénèse ont bien mis en évidence la nécessité d'un facteur spécifique de la différenciation radiculaire autre que l'auxine.

Ce point de vue est aujourd'hui fortement appuyé par l'étude des cultures de tissus qui ont amené Gautheret (1944, p. 153) à conclure : « Nos propres recherches nous ont aussi conduit à douter de la spécificité de l'hétéroauxine comme agent rhizogénique, car nous avons constaté que certains tissus (Saule, Peuplier) sont complètement insensibles à l'action rhizogène de ces substances ou perdent leur sensibilité (Carotte) après avoir subi quelques repiquages. De même le fait que les tranches minces soumises à l'action de l'hétéroauxine produisent moins de racines que des fragments volumineux semble indiquer que la rhizogénèse exige l'intervention d'un autre facteur présent dans les tissus ».

* * *

C'est, selon toute vraisemblance, par les expériences sur cultures de tissus que sera résolu le problème de la rhizogénèse. Cependant, malgré l'importance des faits acquis en faveur de la théorie des « *Calines* », une forte opposition a été soulevée à la suite des résultats obtenus par les techniciens de la culture des tissus.

On sait que les cultures in vitro de méristèmes radiculaires ont établi des milieux de culture synthétiques capables de tenir indéfiniment en activité ces méristèmes. Ph. White a montré déjà en 1934 (51) que les feuilles ne sont pas indispensables à leur croissance indéfinie. Ceux-ci sont capables, par repiquages successifs, de se développer indéfiniment et de donner naissance continuellement à de nouvelles ramifications, pourvu qu'on les mette dans un milieu approprié contenant les macro et les micro aliments indispensables : (sucre, sels miné-

raux, extraits de levure). Ces expériences ont toujours été faites à la lumière.

White, 1939 (52) en a conclu que la rhizocaline, facteur hormonal élaboré dans les feuilles, à la lumière et responsable de la différenciation radiculaire, n'est pas indispensable à la néoformation et à la croissance des racines et que le concept des « *calines* » en tant qu'*organisateurs* de structures est incompatible avec la culture in vitro des méristèmes radiculaires.

Cette objection venant des observations sur la croissance continue des racines n'est pas convaincante. En effet, les méristèmes radiculaires in vitro sont capables de synthétiser l'auxine, Van Overbeeck, 1939 (41). Ils peuvent aussi à notre avis être capables (même si ce n'est pas leur fonction normale dans un végétal formé de différents membres unis dans leurs activités par le jeu des corrélations) de synthétiser la rhizocaline au moyen des éléments qui leur sont fournis par un milieu nutritif complet. N'oublions pas que toutes ces cultures ont été faites à la lumière. Or, il a été prouvé que la synthèse de la Vitamine C par exemple qui, dans une plante normale, se fait dans les parties vertes, à la lumière, peut se faire dans les racines excisées de Chrysanthèmes, Weintraub, 1940 (55) dont les sommets à la lumière développent un peu de chlorophylle.

Il faut aussi se rappeler que les racines excisées de Tomates, en culture in vitro sur milieu nutritif, sont capables, à condition qu'on leur donne la portion thiazolique de faire la synthèse de la portion pyrimidique de la vitamine $B_1$, hormone de croissance des racines, tandis que les racines de Pois sont incapables de faire cette synthèse, Bonner, 1938 (10).

Il est bien évident que le jeu des compensations biologiques amène certains organes ou morceaux d'organes isolés à se comporter au point de vue de leurs potentia-

lités biochimiques d'une manière toute différente de celle qu'ils exhibent dans le végétal en entier.

Les arguments tirés de la culture des tissus isolés ne nous paraissent donc pas suffisants pour réfuter les très nombreuses expériences qui montrent que les néoformations d'organes dépendent de facteurs spécifiques.

Skoog, 1944 (33) d'ailleurs, dans un travail très intéressant sur la culture de cals obtenus à partir des racines de Nicotiana hybrides, (*Nicotiana glauca* × *Nicotiana langsdorffii*) montre un fait expérimental remarquable : sur milieu favorable à la croissance, les cals en subculture ne donnent jamais naissance à des racines. Il ne se forme de racines que là où des bourgeons ont pu se développer, *à la lumière* ; elles apparaissent sur les bourgeons eux-mêmes.

Skoog ne voit pas dans ses expériences d'arguments en faveur de la rhizocaline ; mais nous, au contraire, nous y trouvons un fait expérimental précis, appuyant l'hypothèse de l'existence d'un facteur organisateur nécessaire : celui-ci est formé dans les bourgeons apparus sur les cals et à la lumière où d'après l'auteur les cultures sont placées. Ce fait est complètement en accord avec tout ce que nous savons sur le rôle des feuilles dans la synthèse de la rhizocaline et dans la rhizogénèse.

Cependant, ces cals qui ne forment jamais de racines, contiennent de l'auxine et les dosages successifs y montrent une synthèse continue d'auxine aussi bien à l'obscurité qu'à la lumière. De plus, l'addition d'acide indol-B-acétique ou naphtalène-acétique (conc. 0,2 à 10 mg $^{0}/_{00}$) empêche la différenciation dans ce même milieu, mais favorise la multiplication cellulaire. Ces deux derniers faits confirment l'abondante littérature qui démontre que les substances de croissance ne sont pas des facteurs de différenciation.

Évidemment Skoog met en évidence la formation des bourgeons à partir des tissus indifférenciés de cals

et repousse de ce fait la théorie de Went sur la caulocaline, hormone de différenciation et de croissance des tiges et des bourgeons. Mais, il n'y a pas jusqu'à présent d'objections fondamentales à la suggestion que la formation des bourgeons, à la lumière, dans le milieu nutritif utilisé, puisse provenir de la synthèse de facteurs organisateurs, comme nous l'avons dit plus haut à propos des cultures de tissus radiculaires.

Skoog reconnaît, mais moins absolument que White, que la culture sur *milieu solide* (gélose + éléments nutritifs) favorise l'état indifférencié des tissus, tandis que celle sur *milieu liquide* permet la différenciation des bourgeons. Il admet que certains facteurs puissent jouer un rôle ... comme la masse des tissus en culture, comme l'aération...

La comparaison des résultats obtenus en milieux de composition identique, l'un solide, où les tissus sont aérés (= pas de différenciation de bourgeons)... et l'autre liquide, où les tissus vivent en déficience d'oxygène (= différenciation de bourgeons) lui impose la conclusion, que « des substances sensibles à l'oxygène sont produites dans les tissus, substances qui jouent un rôle dans la différenciation des bourgeons, substances qui ne sont pas les growth substances ».

Nous admettons volontiers cette conclusion de Skoog, si l'auteur signifie que des substances sont produites dans les tissus, substances qui contrôlent la différenciation des bourgeons, mais qui sont inactivées ou détruites ou *incapables de se former en présence d'oxygène.*

La démonstration expérimentale de la néoformation des bourgeons en anaérobiose a été faite chez *Bégonia Rex* par P. Prevot, 1939 (32). Sur ce point, l'expérience de Skoog vient complètement confirmer les conclusions obtenues à Liège en 1939 et apporte un argument en faveur de la synthèse de corps spécifiques liés à la for-

mation des bourgeons dans des conditions caractéristiques de milieu.

## Examen de résultats apparemment contradictoires concernant la rhizocaline.

Il ressort de la discussion précédente que l'hypothèse de l'existence de la rhizocaline ne peut être mise en doute sur la base des expériences faites au moyen des cultures de tissus ; mais il existe quelques faits expérimentaux qui séparent les partisans de la Rhizocaline sur la nature et la circulation de ce complexe.

Notre but à présent est de confronter les expériences faites par Went, 1938 (46) sur épicotyles étiolés, non inanitiés de *Pisum* et celles que nous avons réalisées sur le root-test de *Impatiens Balsamina* : hypocotyles étiolés et inanitiés (1).

Les expériences de Went ont montré que :

1) L'application d'auxine à la base des épicotyles, en faibles concentrations ($10^{-6}$ à $10^{-8}$ Mol.) ne fait pas varier par rapport aux témoins, le nombre de racines ; en effet, dans ces conditions, selon Went, l'auxine reste localisée à la base des épicotyles ; elle ne remonte pas vers le haut contre la polarité et ne touche pas à la rhizocaline distribuée dans l'épicotyle.

2) L'application d'auxine au sommet des épicotyles et dans les mêmes concentrations ($10^{-6}$ à $10^{-8}$ Mol) fait augmenter par rapport aux témoins, le nombre des racines à la base et ce, en quantité proportionnelle à l'auxine appliquée, jusqu'à un maximum qui dépend

(1) Root-test : des graines de *Impatiens Balsamina* sont mises à germer à l'obscurité totale dans une chambre à température et humidité constantes. Après 10 jours de germination, les hypocotyles sont décapités et laissés pendant 7 jours en contact avec les racines. L'hypocotyle est ensuite coupé au-dessus du système radiculaire ; il constitue alors le root-test sur l'utilité duquel nous nous sommes expliqués ailleurs (Bouillenne 1933-1939).

de la quantité de rhizocaline présente. Ici, l'auxine (qui, dans l'épicotyle étiolé, était facteur limitant) circule dans le sens de la polarité du sommet vers la base ; elle a deux réactions : elle entraîne avec elle la rhizocaline vers la base de l'organe et avec elle participe à la rhizogénèse proprement dite.

3) Enfin appliquée en réactif, c'est-à-dire en concentrations extra-biologiques ($10^{-5}$ Mol.), l'auxine détruit la polarité ; mobilise la rhizocaline vers les endroits d'application et y fait apparaître de nombreuses racines (bases ou sommets des épicotyles) jusqu'à un maximum qui est fonction de la quantité de rhizocaline présente dans l'épicotyle.

Dans nos précédentes recherches sur la rhizogénèse, nous avons constaté que le root-test de *Impatiens Balsamina* plongé dans une solution de saccharose à 1,5 % donne des racines en nombre constant, mais variable selon la variété utilisée et aussi que toute trace d'auxine extrayable par l'éther a disparu des tissus en voie de rhizogénèse [extraction de l'auxine totale (auxine libre et combinée) par la méthode à l'éther Van Overbeeck, 1938 (39, 40)]. L'auxine des graines et des plantules disparaît peu à peu au cours de la germination et de l'inanition expérimentale que nous faisons subir aux hypocotyles en vue de préparer ce root-test. Pendant toute la durée des expériences, l'auxine reste absente des hypocotyles qui, cependant, donnent de nombreuses racines (15-25 racines).

La conclusion la plus simple à tirer de ces analyses serait que l'auxine n'intervient pas comme telle dans le phénomène rhizogénique proprement dit.

La même conclusion est amenée par nos expériences 1938 (7) où nous avons montré que l'hétéroauxine ajoutée en doses réactionnelles, dites rhizogéniques, est sans influence qualitative et quantitative sur la rhizogénèse de nos root-test. Cette rhizogénèse dépend d'un *facteur*

*limitant*, qui n'est pas l'auxine et qui n'est pas, non plus, l'insuffisance des éléments *nutritifs ordinaires*.

De plus, nous avons étudié la localisation des racines sur les hypocotyles inanitiés préalablement et nous avons conclu que la rhizogénèse paraît être une fonction spécifique, *sélectivement fixée* tout le long de l'hypocotyle dans certains tissus (péricycle). *Toutes les parties de l'hypocotyle, de la base au sommet, sont capables de faire des racines*. Ce résultat est obtenu quel que soit le traitement et la durée de celui-ci (Hétéroauxine — acides aminés — acides aminés plus vitamine $B_1$). Tout se passe comme si la rhizocaline était fixée tout le long de l'hypocotyle et *n'avait pas ou n'avait plus* le caractère de mobilité qu'on lui a reconnu ailleurs, notamment sur épicotyles de *Pisum* (Went) et sur boutures de *Citrus* (Cooper).

Nous ne contestons pas cependant que cette mobilité existe et soit décelable sur boutures munies ou non de leurs feuilles. Sous l'influence des auxines, *une partie au moins* des facteurs rhizogéniques peut se déplacer.

Nous disons, une partie, car, dans l'expérience classique de Cooper, une première application d'acide B. indol-acétique à la base des boutures de *Citrus* y déclanche une intense activité radiculaire ; mais après la suppression de la zone en voie de rhizogénèse, une seconde application d'hétéroauxine *n'a plus* d'action. C'est la preuve qu'il n'y a plus eu mobilisation de rhizocaline. Cependant, ces boutures traitées une seconde fois font *encore* des racines et le nombre de celles-ci est analogue à celui que font les témoins. Ceci montre bien que la première application d'hétéroauxine n'a pas mobilisé *toute* la rhizocaline des boutures et que les boutures, au-dessus de la zone traitée, restent capables de faire autant de racines que les témoins recoupés de la même manière mais non traités.

En somme, la première application d'acide indol-

acétique à la base des boutures a amené le restant de la tige dans le même état que celui où se trouvent les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* qui ont subi l'inanition pour le root-test. Au cours de la préparation du root-test, les facteurs rhizogéniques et nutritifs mobiles (susceptibles de subir l'action des auxines) ont été entraînés naturellement vers les racines pendant l'inanition. Toutes nos expériences ont montré que les root-test ne réagissent pas à des applications d'acide indol-acétique en diverses concentrations, mais sont cependant capables de faire de longues et belles racines : Les hypocotyles restent parfaitement en vie pendant plus de 80 jours.

En d'autres termes, boutures et épicotyles traités une première fois par les auxines fixent à leur base et perdent pour les régions supérieures un facteur rhizogénique mobile mais gardent cependant un facteur rhizogénique fixé, tout comme les hypocotyles perdent par simple inanition un facteur rhizogénique mobile et gardent un facteur rhizogénique fixé.

Des résultats très analogues ont d'ailleurs été obtenus par Delarge, 1939 (16). Celui-ci en appliquant de l'hétéroauxine à des méristèmes isolés de racines de *Zea Maïs*, cultivés in vitro dans un milieu nutritif complet, a montré qu'une première application d'hétéroauxine inhibe la croissance des méristèmes et provoque de nombreuses néoformations de radicelles sur les pointes radiculaires. Transplantés en milieu dépourvu d'hétéroauxine, tous les méristèmes reprennent leur croissance.

Une nouvelle application d'hétéroauxine bloque cette croissance et ne provoque plus que quelques rares néoformations de radicelles.

Nous schématisons dans le tableau II les différentes actions des auxines sur la rhizogénèse dans les épicotyles étiolés, non inanitiés de *Pisum* et les hypocotyles étiolés, inanitiés de *Impatiens Balsamina*.

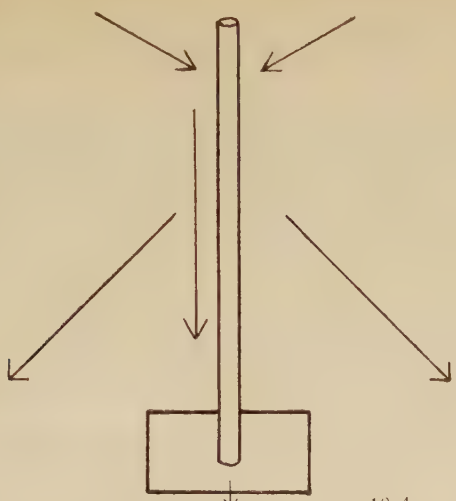
TABLEAU II. — Action des Auxines sur la Rhizogenèse.

**Positive**
Went.

étiolés de plantules de *Pisum*, non inanitiés.

= mobilisation de la rhizocaline vers les endroits d'application d'hétéroauxine. Augmentation du nombre de racines à la base ou au sommet de épicotyles.

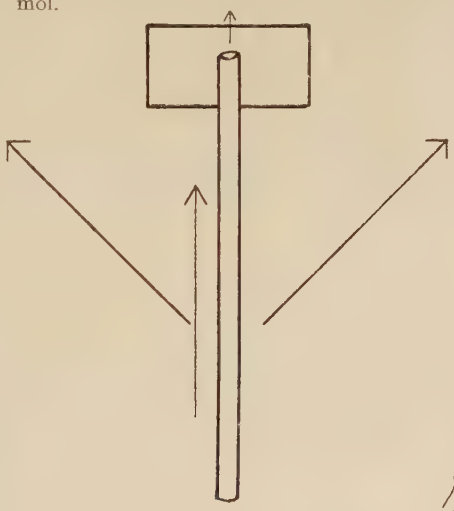
*Sur Epicotyles,* *Sur Hypocotyles*



$10^{-3}$ $10^{-5}$ mol.

Hétéroauxine en Concentrations réactionnelles

$10^{-4}$ $10^{-5}$ mol.



**Négative**
Bouillenne.

étiolés (root-test) de plantules de *Impatiens Balsamina*, inanitiés.

pas de mobilisation de la rhizocaline vers les endroits d'application d'hétéroauxine.

Pas d'augmentation du nombre de racines.

Auxine + Rhizocaline *mobile* = preparatory reaction.

root-test insensible aux auxines, ne contient pas d'auxine extrayable. Rhizocaline *fixée* (15-25 racines)

Dans les expériences positives (1), la rhizocaline est sensible aux auxines et se comporte comme un facteur mobile.

Dans les expériences négatives, la rhizocaline est insensible aux auxines et se comporte comme un facteur cellulaire non mobile, conférant aux cellules une propriété organo-génétique spécifique.

Dans ces conditions, que faut-il entendre par rhizocaline, si le complexe substantiel, de part et d'autre, agit comme un organisateur des structures radiculaires ?

1. La rhizocaline est-elle réellement une hormone, facteur morphogénétique, chimiquement défini, élaboré à la lumière, dans les parties vertes des végétaux, circulant selon une polarité stricte dans le sens feuilles-racines (avec ou sans l'auxine).

2. La rhizocaline est-elle attachée aux constituants cellulaires de certains tissus, autrement dit, la rhizocaline est-elle une propriété cellulaire spécifique, *fixée sélectivement* dans les tissus caractéristiques à partir desquels on voit généralement se former les racines ?

Went a défini son point de vue en 1938 : « ... root formation is not merely a function of the cell as such, even if it is supplied with sufficient auxin, but it is rather a function of the specific condition of the tissue, depending upon the presence of a specific facteur coming from the cotyledons which cooperates with auxin ».

D'après lui, le facteur rhizocaline est « distributed over the whole length of the stem » et est susceptible de subir une nouvelle redistribution dans la tige sous l'influence de l'auxine.

(1) Ces expériences positives sont aujourd'hui classiques ; elles ont été faites sur quantité de matériel biologique et ont servi de base à la technique de bouturage largement répandue dans la pratique horticole.

Nous-mêmes en 1939([18bis]) avons écrit : «...sur la base d'expériences dont l'une datant de 1933, nous inclinons à penser que le facteur organisateur de structure se comporte comme s'il était distribué dans les cellules de certains tissus, dès la différenciation, par le méristème » (ou bien aussi, au cours de l'embryogénie, ajoutons-nous aujourd'hui). « Nous ne savons pas encore dans quelle mesure ce facteur est définitivement attaché aux constituants cellulaires, ni s'il n'a pas la possibilité, dans certaines circonstances, soit d'émigrer, soit d'être synthétisé de novo. »

Nous confronterons ces deux points de vue dans une prochaine note.

Institut de Botanique de l'Université de Liège.
(Laboratoire de Physiologie végétale).

Extrait du *Bulletin de l'Académie royale de Belgique* (Classe des Sciences)
Séance du 13 décembre 1947.

PHYSIOLOGIE VÉGÉTALE

# Proposition d'une théorie de la Rhizocaline,

par R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND (*)

*(Seconde note)* *

Les expériences que nous avons réalisées de 1933 à 1945 sur les conditions de la néoformation des racines dans les hypocotyles de plantules et de plantes adultes de *Impatiens Balsamina* et celles publiées par WENT, 1938 (46) sur les épicotyles de *Pisum* ne sont contradictoires qu'en apparence.

Nous estimons qu'elles mettent en évidence deux états de la rhizocaline :

1) un état mobile, subissant l'influence de la polarité et répondant à l'action des auxines.

2) un état fixé, insensible aux auxines, intégré dans les constituants cellulaires.

## État fixé.

Étudions d'abord le problème de la fixation de la rhizocaline dans les cellules de certains tissus particuliers. On doit se poser la question : Comment se fait cette fixation ?

Went a démontré (1938) le rôle de «preparatory reaction» des auxines dans la rhizogénèse (auxines au sens biologique, non réactionnel). On peut donc imaginer que la première réaction spécifique de la rhizogénèse aboutit à la fixation dans certaines cellules d'un complexe

(*) Présenté par M. É. Marchal.

* Voir première note R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND, *Détermination des facteurs de la rhizogenèse*. BUL. AC. ROY. CL. SCIENCES, 1947, p. 790.

« rhizocaline + auxine », lequel confrère ainsi aux cellules la potentialité rhizogénique. Nous appelons cette combinaison, *une réaction de fixation.*

Nous formulons l'hypothèse que cette rhizocaline est précisément la rhizocaline mobile arrivant des feuilles où elle a été synthétisée à la lumière. Mais cette réaction se fait dans certaines cellules seulement. *La localisation implique nécessairement l'intervention d'un facteur cellulaire spécifique, de la nature d'un enzyme et qui doit se trouver exclusivement dans les cellules qui manifestent cette réaction.* Il convient donc d'ajouter, pour définir la réaction de fixation, le spécificateur cellulaire.

La réaction devient : Rhizocaline mobile + auxine + facteur cellulaire (enzyme) = Rhizocaline fixée.

Dans nos root-tests de *Impatiens Balsamina*, l'inanition n'a pas touché à ces potentialités fixées, ce qui explique le nombre considérable de racines que le liquide nutritif peut y faire apparaître. De plus, la réaction de fixation ayant eu lieu, on peut comprendre que l'hétérauxine, ajoutée aux root-tests dans toutes nos expériences personnelles, à n'importe quelle concentration, ne produit pas d'activation rhizogénique. Nous expliquons également ainsi que, dans de tels hypocotyles inanitiés, on ne trouve plus d'auxine extrayable par les moyens habituels.

Cette rhizocaline fixée a été localisée dans les cellules de certains tissus histogéniques pendant l'un ou l'autre stade de la formation de l'embryon à partir du zygote ou pendant l'ontogenèse méristématique, grâce à la présence, dans ces cellules, du facteur cellulaire spécifique.

Quant à ce facteur caractérisant les cellules susceptibles d'être le point de départ de la réaction de fixation, il est génétique ; il est distribué dans les embryons, les méristèmes des tiges et des racines ou dans les tissus générateurs comme le cambium, le périméristème etc... par un système de localisations de type germinal et s'y

maintient au cours des divisions cellulaires ultérieures.

Beadle, 1942 (9) a démontré, dans ses expériences sur *Neurospora*, que la spécificité des réactions biochimiques qui contrôlent la croissance est liée étroitement aux gènes. C'est d'un gène bien déterminé que dépend la synthèse d'un enzyme catalysant spécifiquement une réaction ou un chaînon d'une réaction multiple du métabolisme général. Il a pu identifier et localiser un certain nombre de gènes qui sont le point de départ indispensable pour la synthèse d'enzymes caractéristiques (par ex. l'enzyme qui est responsable de la synthèse du l. tryptophane).

Nous proposons donc comme hypothèse de travail que c'est d'un enzyme génétiquement synthétisé et distribué dans certaines cellules que dépend la localisation de la rhizocaline mobile qui arrivant dans un groupe de cellules en voie de divisions, s'y fixe, s'y combine avec l'auxine et peut orienter, tout de suite ou tardivement selon les circonstances internes ou externes, la différenciation d'une structure de racine.

Comment peut-on se représenter dès lors les premières étapes cellulaires de la rhizogénèse ?

Nous avons vu que le rôle de l'auxine dans les cellules est de participer activement au métabolisme oxydatif des acides dicarboxyliques en $C^4$, que le métabolisme de ceux-ci règle l'entrée des sels et la prise d'eau, que cela représente 10 % environ du mécanisme respiratoire des cellules du coléoptile d'avoine et que cette portion du mécanisme respiratoire est essentielle dans l'allongement.

Nous savons, d'autre part, que la cinétique de la rhizogénèse, néoformation et croissance, comporte des phénomènes nécessairement aérobiques, (l'anaérobiose est restrictive de la rhizogénèse (Prevot, White, Skoog).

Si, à la suite des auteurs (1), (3), (11), (12), (50), nous acceptons l'hypothèse (partiellement vérifiée déjà) que

l'auxine agit comme co-enzyme d'une déhydrogénase spécifique, en ce qui concerne l'allongement cellulaire, nous pouvons aussi admettre comme hypothèse de travail que le rôle de l'auxine dans la première réaction de la rhizogénèse (Went, 1938) est de la nature d'un co-enzyme vis-à-vis d'une réaction enzymatique oxydative localisée dans des cellules caractéristiques et dans laquelle intervient la rhizocaline mobile. On sait que le même corps peut être co-enzyme de diverses réactions enzymatiques spécifiques, Avery (3).

Des expériences réalisées à Liège sur la nature de la rhizocaline mobile (Sironval, 1947) viennent d'ailleurs étayer cette hypothèse.

### État mobile.

Il faut envisager comment la rhizocaline mobile et l'auxine peuvent arriver dans les méristèmes et les embryons en contact avec le facteur cellulaire génétique.

Nous savons que la rhizocaline mobile est synthétisée dans les feuilles vertes adultes à la lumière. Il en est de même de l'auxine.

Ces deux substances voyagent dans le phloème. C'est bien connu pour l'auxine et Cooper (13) l'a démontré pour la rhizocaline. Elles peuvent se trouver emmagasinées dans les cotylédons ou les graines. Elles présentent dans diverses expériences une polarité basipète caractéristique au sujet de laquelle Went a attiré l'attention à maintes reprises.

La circulation polaire de l'auxine comme de la rhizocaline mobile nécessite un examen attentif.

A) *Objections au transport strictement polaire des calines et des auxines.*

Comment expliquer que ces deux substances qui apparaissent dans les expériences comme circulant uniquement dans le sens feuille-racine, selon une pola-

rité stricte, puissent aussi, pour autant que notre hypothèse soit correcte, remonter en sens inverse dans les méristèmes des tiges, les graines et les embryons.

Nous ferons remarquer que les observations de *polarité* de transport ont été faites le plus souvent sur des végétaux sectionnés (dans le cas de boutures ou de feuilles détachées par exemple).

Ces conditions arrêtent les courants circulatoires qui existent dans un végétal intact. Ces courants ont fait l'objet de nombreux travaux. Il semble bien qu'il n'y ait pas lieu de simplifier la circulation dans les plantes en la ramenant à la translocation des sels dissous dans le bois et de la matière organique dans le liber. Des expériences récentes, Craft, 1938, (14) Willam, 1945 (54) donnent beaucoup de poids à l'idée que les matières en circulation, substances minérales ou organiques, arrivées au bout de leur course ne sont pas immobilisées ni utilisées entièrement. L'excès repart en sens inverse dans le système circulatoire même par des conduits différents : par exemple, les sels minéraux transportés par le bois jusqu'aux feuilles n'y sont pas tous combinés ; une grande partie d'entre eux passe dans le liber et est, par ce canal, de nouveau distribuée dans toute la plante. De plus, on sait maintenant qu'il peut exister une circulation à double sens de matières organiques simultanément dans le phloème, Palmquist, 1938 (31).

Il s'agirait ainsi d'un circuit continu que le sectionnement d'un organe interrompt. La conséquence en est, selon nous, une apparence de polarité de transport : la translocation continue à se faire dans un sens, mais les substances n'ont pas de possibilité de retour, par suite de la suppression des connections vasculaires normales.

Nous estimons que cette polarité ne peut être que temporaire dans les boutures par exemple. Le circuit doit se reconstituer lorsque une nouvelle vascularisation est

établie. C'est ce que l'on constate le plus souvent, lorsque des racines se sont reformées à la base de l'organe sectionné.

Un argument favorable à notre manière de voir se trouve dans une publication de Went, sur boutures

Fig. 1

nversées de *Tagetes*, 1941 (18) : Des boutures de *Tagètes* comportant deux entrenœuds, sont traitées à *leur base* ou à *leur apex* par de l'hétérauxine en forte concentration. Des racines se développent aux endroits d'application, base ou sommet. On les plante dans du sable par leur extrémité porteuse de racines. On obtient donc les deux sortes de boutures représentées dans la figure 1, que nous reproduisons d'après l'auteur.

D'autre part, on ne laisse se développer qu'un seul

bourgeon axillaire, celui qui se trouve à l'extrémité ne portant pas de racines.

On découpe des sections de 6 à 8 mm. de long dans les tiges et dans leur unique rameau en voie de développement. On les place sur un bloc d'agar épais ; puis, sur le sommet de la section ,on dépose un autre bloc d'agar contenant 10 ou 50 mg /l. ac. B. indol acétique. Deux heures plus tard, on analyse les blocs inférieurs. On constate :

1) dans tous les segments de tige adventive qui ont une position normale, une nette circulation d'auxine dans le sens sommet — base, qui est le sens habituel.

2) dans les segments de tige renversée, pour certains aussi un transport d'auxine, cette fois en sens inverse de la polarité basipète.

La suite des expériences révèle qu'un transport d'auxine presqu'aussi grand que le transport basipète se produit dans les boutures inversées lorsqu'elles sont âgées d'un mois et ont produit des racines.

La conclusion de l'auteur est la suivante : « In inverted *Tagetes* cuttings which have developed roots at their original apex and shoots near their base, the original polar auxin transport persists, but in addition a new auxin transport from the original base toward the apex develops. The first indication of this inverse transport occurs 3 weeks after starting the inverted cuttings and after one month both normal and inverse auxin transports occur simultaneously in the inversely functioning portion of the stem ».

Cette conclusion apporte un argument sérieux en faveur de notre hypothèse de l'*existence normale* d'une translocation en circuit fermé de la rhizocaline mobile et des auxines, à condition que le végétal soit entier ou tout au moins qu'il ait récupéré des feuilles et des racines fonctionnelles.

Nous estimons que la stricte polarité basipète du trans-

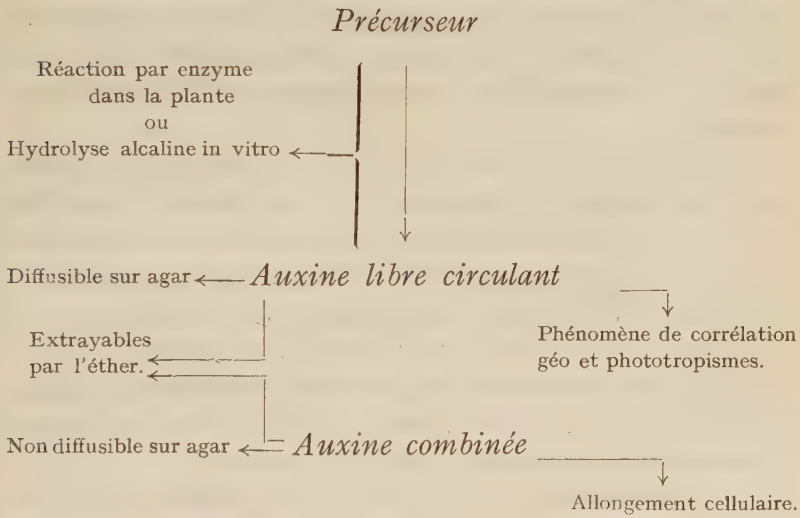
port de la rhizocaline mobile et de l'auxine est un phénomène temporaire qui apparaît par suite de la préparation du matériel expérimental ; que cette polarité n'existe pas, tout au moins de manière aussi stricte, dans un végétal entier et que par conséquent il n'y a pas de profondes difficultés à envisager l'existence d'une circulation de la rhizocaline mobile comme de l'auxine, remontant depuis les feuilles jusque dans les méristèmes des tiges et dans les centres d'embryogenèse à côté de celle qui existe depuis les feuilles vers la base des tiges et vers les racines.

Quant aux auxines, elles voyagent d'après Voss, 1939, (44) sous un état transitoire d'*auxine inactive* vraisemblablement celle que Went (50) appelle précurseur. L'auteur a constaté que sous cet état mobile, elles ne subissent pas la polarité feuilles-racines ; elles remontent, par exemple, des réserves du grain de *Maïs* en germination, par le scutellum, vers le sommet du coléoptile où elles sont transformées en *auxines actives* et où elles contrôlent la croissance. De plus, Voss a aussi observé que ces auxines actives migrent lentement vers le haut du végétal lorsqu'elles se trouvent en forte concentration. Cette constatation vient confirmer l'exposé fait plus haut sur l'entraînement de ces substances contre une polarité basipète, dans le circuit fermé de la circulation normale.

Par ailleurs, l'hypothèse que les auxines existent dans les tissus sous forme libre et translocable et sous forme fixée, combinée avec l'un ou l'autre constituant cellulaire, a fait des progrès. Elle est à mettre en rapport avec les résultats divergents que les auteurs ont obtenu selon leurs procédés d'extraction, bien que l'extraction par les solvants organiques (l'éther) soit supposée entraîner à la fois les deux types d'auxines... De plus, Lefèbvre, 1938 (23) et plus tard Haagen-Smit (20, 21) en collaboration avec Leech et Bergren ont constaté que les tissus

peuvent libérer des quantités énormes d'auxines (acide B indol acétique pouvant atteindre $10^{-5}$ du poids frais) et que l'« auxine inhibitor » isolé du radis par Steward, Bergren et Redeman 1939 (35), n'était autre qu'une source potentielle d'acide B indol acétique. Le fait qu'un même solvant retire d'un même matériel des quantités progressives d'auxines suggère l'idée que les tissus contiennent des stocks de précurseurs qui progressivement se transforment en auxines décelables par le test biologique d'Avena.

On considère aujourd'hui trois formes d'auxines dans le végétal : Van Overbeek, 1941 (40-41), Went, 1942 (47),




La nature chimique de la rhizocaline mobile n'est pas connue. Nous ne pouvons quant à présent rien préciser sur la structure et les propriétés que ce corps présente dans sa forme circulante. Nous avons cependant déjà quelques indications objectives grâce aux expériences de M. Noël et C. Sironval réalisées à Liège (en voie de publications, 1947). Dans tous les cas, nous pensons que la forme circulante dont il est question ici est la rhizocaline vraie.

B) *Rapports entre l'état mobile et l'état fixé de la Rhizocaline et localisation du complexe rhizogénique.*

Nous avons admis : 1° que la rhizocaline mobile peut arriver normalement dans les régions méristématiques des racines, des tiges, des bourgeons et dans les embryons ; 2° qu'elle se combine avec l'auxine par une réaction de fixation dans les cellules de certains tissus bien définis qui, comme on sait depuis longtemps déjà, sont à l'origine endogène des racines ; 3° que dans ces cellules existe un facteur enzymatique, spécifique, d'origine génétique qui y serait préalablement réparti. Un jeu de localisations de substances est considéré comme devant se produire au cours des divisions mitosiques caractéristiques des régions typiquement génératrices de cellules et réalisatrices des synthèses protidiques importantes.

Selon nous : pour les méristènes des tiges, la localisation du complexe rhizogénique se fait dans le péricycle de Van Tieghem qui entoure plus ou moins complètement les faisceaux libéro ligneux. Il est à remarquer que cette fixation a lieu dans le voisinage du phloème par où arrivent la rhizocaline mobile et les auxines.

Pour les méristèmes des racines, la localisation a lieu dans le péricycle, c'est-à-dire au contact de l'endoderme qui enferme le cylindre central vasculaire.

Chaque cellule de péricyle est capable, lorsque les circonstances externes ou internes déclanchent la reprise d'activités mitosiques, d'être le point de départ d'un germe de radicelle.

Il en résulte qu'à tous les niveaux des tiges, des hypocotyles ou des racines on peut voir apparaître des germes de racines. Nous avons vu que si la reprise des mitoses est activée expérimentalement, comme par traitement à l'hétéroauxine à forte concentration, les racines qui se montrent à l'endroit d'application sont tellement

nombreuses qu'elles sont juxtaposées ; elles sont même fusionnées par leurs tissus corticaux (Zimmermann, Moureau, Delarge).

Dans les organes où ces potentialités radicigènes ont été une première fois épuisées, il n'y a plus de formation nouvelle de racines, naturellement ou expérimentalement (Delarge). On peut supposer que la rhizocaline fixée initialement dans les cellules péricycliques est utilisée.

Mais s'il y a des formations radiculaires supplémentaires et continues ? Nous pensons que celles-ci proviennent uniquement de cellules nouvelles issues de la prolifération des tissus comme le procambium, le péricycle, pouvant devenir des cambium ou des périméristèmes. En effet, les cellules de ces nouveaux tissus peuvent être le siège pour leur compte de la réaction de synthèse du complexe rhizogénique : facteur cellulaire + rhizocaline mobile + auxine, comme elle a lieu dans les méristèmes, et cela pour autant que ces trois facteurs se trouvent réunis dans les nouvelles cellules.

Il existe donc une potentialité rhizogénique double :

1° Dans les structures primaires, un potentiel initial défini, limité, dépendant de la fixation de la rhizocaline mobile pendant la différenciation méristématique ou la formation embryonnaire. Au moment de la germination, une certaine quantité de rhizocaline mobile existe en réserve dans les cotylédons (tout au moins chez *Impatiens Balsamina*). Elle peut être mobilisée et se fixer supplémentairement dans les cellules du péricycle de l'hypocotyle, qui n'auraient pas été saturées pendant les phases de l'embryogenèse (voir rhizogenèse différente dans les expériences sur hypocotyles inanitiés et non-inanitiés).

2° Dans les structures secondaires, un potentiel progressif dépendant de la fixation, dans les cellules de plus en plus nombreuses issues des cambium, périmé-

ristème etc., de la rhizocaline mobile... d'autant plus abondante qu'il y a plus de feuilles productrices de rhizocaline mobile et d'auxine, Moureau, 1940 (28).

## Résumé

Nous proposons ici les éléments d'une théorie de la rhizocaline.

Confrontant les résultats apparemment contradictoires obtenus par certains auteurs et par nous-mêmes, nous sommes arrivés à mettre en évidence deux états successifs de la rhizocaline dans les plantes supérieures :

1) un état fixé, intégré dans les constituants de certains types de cellules, aussi bien au cours de la différenciation des tissus à partir des méristèmes de racines et de tiges que pendant les phases de l'embryogénèse.

2) un état mobile de la rhizocaline qui circule à partir des feuilles où elle est synthétisée à la lumière. La rhizocaline mobile devient fixée par une réaction particulière de fixation dans laquelle l'auxine intervient.

La combinaison « rhizocaline mobile + auxine » se produit dans certaines cellules seulement (péricycle, cellules de phloème, cellules cambiales, etc... c'est-à-dire les types de cellules à partir desquelles on sait que les germes des racines sont généralement initiés.

La réaction de fixation est donc localisée. Elle est rendue possible par la présence, dans certaines cellules, d'un enzyme génétiquement synthétisé et distribué dans ces cellules, au moment de leur formation dans les méristèmes ou les embryons, grâce à des phénomènes de localisation de substances, ressemblant, selon nous à ceux qui ont été décrits au cours des phases de l'embryogénie animale.

Nous admettons donc que dans la rhizogenèse au moins trois facteurs sont nécessaires, pour que certaines

cellules puissent être le point de départ d'un germe radiculaire !

Rhizocaline mobile + Auxine + Enzyme cellulaire oxidasique.

Institut de Botanique de
l'Université de Liège.
(Laboratoire de Physiologie végétale).

BIBLIOGRAPHIE (*)

1. Albaum et Commoner. — *Biolog. Bull.*, **80**, 314-323, 1941
2. Avery et All. — *Americ. Journ. Botany*, 27 (5), 289-300, 1940. — **28** (6), 498-506, 1941. — **28** (7), 596-607, 1941. — **29** (8), 612-616, 1942. — **29** (9), 765-772, 1942.
3. Avery. — Science, **98** (2551), 454-455, 1943.
— Collecting Net, **16** (3), 1946.
4. Bouillenne et F. Went. — *Annales Jard. Bot. Buitenzorg*, **43**, 1933.
5. Bouillenne. — Congrès International de Botanique d'Amsterdam, 1935.
6. Bouillenne. — *Bull. Soc. Roy. Sciences Liège*, **2**, 335-344, 1937.
7. Bouillenne et M. Bouillenne. — *Bull. Soc. Roy. Botan. Belg.* **71** (1), 43-67, 1938.
8. Bouillenne et M. Bouillenne. — *Bull. Ac. Roy. Belgique*, Cl. Sciences, 5e Sér. **25**, 1939.
8bis. Bouillenne. — *Congrès Ass. Fr. Avanc. Sci.*, Liège, 1939.
9. Beadle et Tatum. — *Proc. Nat. Acad. Sci.* U. S. A., **28** (6), 234-243, 1942.
10. J. Bonner. — *Amér. Journ. Bot.*, **25** : 543-549, 1938.
11. Commoner et Thimann. — *Journ. Gén. Phys.*, **24**, 279-296, 1941.
12. Commoner et Mazia. — *Plant Physiology*, **17** (4), 684, 1942.

(*) Les références de cette liste bibliographique sont aussi celles de la communication de R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, *Détermination des facteurs de la rhizogenèse*, Bul. Ac. Roy. Sc...

13. W. C. Cooper. — *Plant physiology*, **11**, 779-793, 1936.
14. A. S. Craft. — *Plant Physiology*, **13**, 791-814, 1938.
15. L. Delarge. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belgique* 69 (1), 28, 1936.
16. L. Delarfe. — *Bull. Soc. Roy. Sc.* Liège, **6-7**, 398-416, 1939.
17. L. Delarge. — *Mém. Soc. Roy. Sc.* Liège, 2e Série (5) ; 1941 (mémoire posthume).
18. Gautheret. — *Bull. Soc. Chim. Biol.*, **24**, 13-47, 1942.
19. Gautheret. — *Recherches sur la polarité des tissus végétaux*, Paris, Masson, 1944.
20. Haagen-Smit, Leech et Bergren. — Science, **93**, 624-625, 1941.
21. Haagen-Smit, Leech et Bergren — *Amer. Journ. Bot.*, **29** (7), 500-506, 1942.
22. Kögl H. J., Haagen-Smit et Erxleben. — *Z. Physiol. Chem.*, **228**, 456, 1934.
23. Larsen. — *Dansk Botan. Arkiv.*, **11** (9), 11-129, 1944.
24. O. Lazar. — *Mém. Soc. Roy. Sc.* Liège, 4e Série, **1** (2-3), 1935.
25. Lefevre. — *C. R. Ac. Sc.* Paris, **206**, 1675, 1938.
26. Linser. — *Planta.*, **31**, 32-59, 1940.
27. J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Sc.* Liège, **12**, 562-571, 1939.
28. J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Bot.* Belgique, **73**, 142-200, 1940-1941 (Mémoire).
29. J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Sc.* Liège, **2**, 41-52, 1940.
30. Neil Stuart. — *Bot. Gaz.*, **100** (2), 298-352, 1938.
31. F. Palmquist. — *Amér. Journ. Bot.*, **25** (2), 97-106 ; 1938. — **26** (8), 665-677, 1939.
32. P. Prevot. — *La Néoformation des bourgeons chez les végétaux.* Hayez, Bruxelles, 1939 (Mémoire).
33. Skoog. — *Amér. Journ. Bot.*, **31** (1) : 19-24 ; 1944.
34. R. Snow. — *New Phytol.*, **34**, 347-360, 1935.
35. Stewart, Bergren et Redeman. — Science, **89**, 185-186, 1939.
36. L. Tatum et Haagen-Smit. — *Journ. Biol. Chem.*, **140** (2), 575-580, 1941.
37. Thimann et Skoog. — *Amer. Journ. Bot.*, **27**, 951-960, 1940.
38. K. V. Thimann et F. Went. — *Proc. Kon. Akad. Wetensch.* Amsterdam, **37**, 456, 1934.
39. J. Van Overbeek. — *Proc. Nat. Acad. Sc.* U. S. A., **24**, 42, 1938.
40. J. Van Overbeek et J. Bonner. — *Proc. Nat. Acad. Sc.* U. S. A., **24**, 260, 1938.
41. J. Van Overbeek. — *Bot. Gaz.*, **101**, 450-456, 1939.
42. J. Van Overbeek. — *Amer. Journ. Bot.*, **28**, 1-10, 1941.
43. J. Van Overbeek. — *Ann. Rev. Bioch.*, **13**, 631-666, 1944.
44. H. Voss. — *Planta*, **30** (2), 252-285, 1939.
45. F. H. Went. — *Wuchsstoff und Wachstum.* Thèse Université Utrecht, 1928.
46. F. H. Went. — *Plant Physiology*, **13** (1), 55-81 , 1938.
47. F. H. Went. — *Amer. Journ. Bot.*, **26**, 24-29, 1939.

48. F. H. Went. — *Bot. Gaz.*, **103** (2), 386-390, 1941.
49. F. H. Went. — *Plant Physiol.* **17**, 236-249, 1942.
50. F. H. Went. — *Bot. Review*, **11** (9) ; 487-497, 1945.
51. P. White. — *Plant Physiology*, **9**, 585-600, 1934.
52. P. White. — *Plant Physiology*, **14**, 527-538, 1939.
53. P. White. — *Bull. Torrey Bot.* Club, **66**, 507-513, 1939.
54. A. William. — *Publ. Inst. Belge* pour Amélioration Betterave, **5** 255-356, 1945.
55. Weintraub. — *Smithsonian Rep.*, 357-368, 1940.
56. P. W. Zimmerman et all. — *Contr. Boyce Thompson Inst.*, **7** (3), 209-229, 1935 et années suivantes.

*Extrait de*

LEJEUNIA

Revue de Botanique

**Tome 11, 1947** **Fascicule 2**

# CONTRIBUTION

## A LA

# THÉORIE DE LA RHIZOCALINE [1].

par

R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND

Depuis que nous avons abordé en 1932 l'étude des facteurs de la formation des racines (2), le problème de la rhizogenèse a beaucoup évolué. En 1932, nous avions confirmé que les racines se forment dans les tissus ayant une teneur en glucides assez élevée, donnant ainsi du poids aux idées alors répandues que la rhizogenèse est uniquement un phénomène de nutrition. Mais nos expériences laissaient déjà nettement entrevoir l'existence d'un autre facteur indispensable dans la rhizogenèse.

En 1933, ce facteur est mis en évidence sur les boutures d'*Acalypha Wilkesiana* MUELL. (WENT) et sur les plantules de *Impatiens Balsamina* L. (BOUILLENNE), dans un mémoire publié en collaboration (3). Nous postulions pour la première fois l'existence d'un complexe substantiel spécifique, nommé par nous « Rhizocaline ».

---

(1) Présenté à la séance du 1er décembre 1947 de la Société Botanique de Liège (Section de Physiologie végétale).

Depuis 1933, la rhizocaline a subi des fortunes diverses : elle a été assimilée aux auxines ; elle a été niée et l'est encore par certains chercheurs qui travaillent au moyen des techniques de culture de tissus in vitro.

En ce qui nous concerne, les nombreuses expériences réalisées pendant près de 15 ans par nous et nos collaborateurs, nous ont amené à établir clairement dans la rhizogenèse, l'existence d'un facteur spécifique qui n'est pas l'auxine, Bouillenne, 1935-1938 (4, 5), Gautheret, 1942-1944 (11, 12), et que nous avons continué à désigner sous le nom de Rhizocaline.

Nous avons progressivement délimité le rôle de la rhizocaline et nous avons déterminé quelle devait être la nature de ce complexe formulant ainsi une théorie de la Rhizocaline. Nous nous sommes expliqués sur cette théorie à Liège en 1945 (Séminaire de Biologie Végétale, exposé fait par Madame Bouillenne), à Pasadena en juin 1946 (conférence avec le Professeur Went), à Stockholm au Congrès de Cytologie en 1947. Nous publions dans le Bulletin de l'Académie Royale de Belgique (Classe des Sciences) un rapport suffisamment complet des faits actuellement disponibles en faveur de notre point de vue et la réponse à des objections d'ordre général qui ont été soulevées. (R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand, Bull. Acad. Roy. Belg., 1947.)

* * *

Nous avons mis en évidence deux états de la rhizocaline dans les plantes :

1) Un état fixé, intégré dans les constituants de certains types de cellules, aussi bien au cours de la différenciation des tissus à partir des méristèmes de racines et de tiges que pendant les phases de l'embryogenèse ;

2) Un état mobile de la rhizocaline qui circule à partir des feuilles où elle est synthétisée à la lumière ;

3) La rhizocaline mobile devient la rhizocaline fixée par une réaction particulière de fixation, dans laquelle l'auxine intervient. Ce serait peut-être la même combinaison que celle proposée par Went, 1939 (18, 19) sous le concept de « Preparatory Reaction ».

4) La combinaison « rhizocaline mobile + auxine » se produit dans certaines cellules seulement (péricycle, cellules de phloème, cellules cambiales, etc., c'est-à-dire les types de cellules à partir desquelles on sait que les germes de racines sont généralement initiés).

La réaction de fixation est donc localisée. Elle est rendue possible dans certaines cellules par la présence, dans ces cellules, d'un enzyme

génétiquement synthétisé, qui est distribué dans les types de cellules en question, au moment de leur formation dans les méristèmes ou les embryons, grâce à des phénomènes de localisation de substances, ressemblant, selon nous, à ceux qui ont été décrits au cours des phases de l'embryogénie animale.

Nous admettons donc que, dans le complexe « Rhizocaline » (sens primitif), au moins trois facteurs sont nécessaires pour que certaines cellules puissent être le point de départ d'un germe radiculaire :

Complexe Rhizocaline = Rhizocaline mobile + Auxine + Enzyme cellulaire.

Aujourd'hui, nous commençons seulement à entrevoir ce que pourrait être chimiquement la rhizocaline mobile (Sironval, 1947), photosynthétisée dans les feuilles, sensible aux auxines (Went, 1938) (18) et indispensable à la rhizogenèse.

Nous sommes d'autre part certains que la rhizogenèse est un phénomène cellulairement déterminé (Noël, 1947) et, comme tel, elle est insensible aux auxines, Bouillenne, 1938 (5).

Nous pensons que la réaction de fixation de la rhizocaline doit se faire selon un processus dans lequel l'auxine agit comme co-enzyme d'une déhydrogénase spécifique. Un tel comportement de l'auxine a été proposé et partiellement vérifié dans l'allongement cellulaire (Avery, 1940) (1). Notre hypothèse n'implique pas que la fixation de la rhizocaline mobile dépende de la même réaction enzymatique que celle qui préside à l'allongement cellulaire ; on sait aujourd'hui que le même corps peut servir de co-enzyme à plusieurs enzymes spécifiques ; mais nous devons préciser cependant que le type de la réaction doit être celui d'une réaction enzymatique oxydative tout comme pour l'allongement cellulaire. Cela entraîne aussi comme conséquence que la rhizocaline mobile ne peut être autre chose qu'un corps facilement oxydable. Or, actuellement, les études sur la cinétique de la rhizogenèse (néo-formation et croissance) ont toutes montré que ces phénomènes exigent la présence d'oxygène (Bouillenne, 1933 (3), Prevot, 1939 (16), White, 1939 (20), Skoog, 1944 (17). La généralité de cette constatation nous apporte une confirmation de la probabilité que notre hypothèse de travail s'oriente dans une direction correcte.

Nous exposons ici les résultats de deux séries d'expériences réalisées avec un matériel de plantules et de plantes adultes de *Impatiens Balsamina* L. La première série confirme l'existence d'une rhizocaline dans un état fixé, la deuxième série d'une rhizocaline dans son état mobile.

# I. — RHIZOCALINE FIXEE

## A. — Expériences sur plantules

Nous avons démontré en 1938 que les hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina* contiennent de la rhizocaline fixée dans les cellules du péricycle sur toute leur hauteur.

Si, comme nous l'avons formulé plus haut, la rhizocaline a été fixée dans l'hypocotyle au cours des activités embryogéniques, avant la germination de la graine, nous devrons observer que des doses réactionnelles d'hétéroauxine appliquées aux différentes étapes de la germination n'affectent pas la capacité rhizogénique distribuée le long des hypocotyles.

Dans l'hypothèse contraire d'une rhizocaline uniquement mobile, circulant dans l'embryon, l'application d'hétéroauxine à la base des plantules devrait mobiliser la rhizocaline le long des hypocotyles et présenter une concentration du pouvoir rhizogénique à la base des plantules comme dans les expériences sur boutures (Went), (Cooper, 7). On devrait par compensation constater dans la région supérieure de l'hypocotyle une diminution du nombre de racines ou une absence de racines.

Pour résoudre ce point, nous avons fait l'expérience suivante :

Des lots de graines de Balsamine sont mis à germer sur papier filtre humide dans des boîtes de Pétri et reçoivent chacun 10 cc. de solution d'hétéroauxine à 25 mgr. 0/00, aux jours successifs de la germination à partir du semis.

L'hétéroauxine commence donc son action sur les graines séchées (série 0), sur les graines imbibées, sur les plantules se décortiquant et arrivant au contact du papier filtre, sur la première ébauche radiculaire, sur la base de plantules munies de racines principales et de racines secondaires (série VII). Cette action dure depuis le moment d'application, jusqu'au 12e jour compté après le semis.

Des témoins sont constitués chaque jour par une boîte de Pétri à laquelle on ajoute 10 cc. d'eau.

La germination se fait dans une étuve biologique à température de 25°, obscurité complète, humidité 90 %.

Les hypocotyles qui naissent de ces graines ont donc subi l'influence de l'hétéroauxine à différents moments de leur croissance. Cette influence doit pouvoir mobiliser la rhizocaline, si celle-ci peut être déplacée.

Dans tous les cas, l'hétéroauxine manifeste son action inhibitrice sur la croissance : le système radiculaire est déformé ; la taille des hypocotyles est

réduite, particulièrement dans le cas des plantules qui ont été traitées les 3e et 4e jours de la germination.

Après 12 jours, dans les différentes séries, les hypocotyles, qui ont des longueurs diverses selon le jour d'application de l'hétéroauxine, sont amputés de leurs cotylédons, inanitiés à l'obscurité pendant quatre jours, puis séparés de la partie basale qui porte les racines et placés dans un liquide nutritif (1).

Le liquide est changé tous les jours, les hypocotyles sont maintenus à l'obscurité dans les mêmes conditions que celles de la germination. Il faut remarquer qu'une atmosphère saturée d'humidité est maintenue autour de tous les sujets. Il en résulte que la formation des racines peut se faire tout le long des hypocotyles.

Après 16 jours, des racines nouvelles ont apparu sur tous les hypocotyles et généralement sur toute leur longueur comme dans nos précédentes expériences (1938-1939).

Dans aucune série, il n'y a eu accumulation de racines vers la base de l'hypocotyle. Ce fait tend à montrer qu'il n'y a pas eu mobilisation de la rhizocaline vers le bas par action de l'hétéroauxine. Toutes les parties des hypocotyles de la base au sommet, quel que soit le jour d'application de l'hétéroauxine, donnent naissance à des racines.

Les nombres de racines apparues le long des hypocotyles des plantules dans les différentes séries du traitement à l'hétéroauxine se répartissent selon les moyennes reprises au tableau I.

D'une manière générale, il y a légèrement moins de racines sur les root-test de plantules traitées que sur les témoins. Cependant, étant donné les écarts moyens du nombre de racines dans une même série, cette différence n'est pas assez sensible pour que l'on puisse conclure autre chose que la constatation d'un retard dû à l'action inhibitrice de l'hétéroauxine dans la sortie des racines hors des tissus des hypocotyles.

---

(1) Composition du liquide nutritif, quantités pour 1 litre :

| | |
|---|---|
| Saccharose purissime (Merck) | 15 gr |
| Glycine et α alanine | 2 mgr |
| Aneurine (vitamine $B_1$) (thiamine) | 0 mgr 5 |
| Vitamine $B_6$ (pyridoxine) | 1 mgr |
| Ac. nicotinique | 1 mgr |
| Ac. ascorbique (vitamine C) | 0 mgr 5 |

Depuis 1938 nous avons employé comme source azotée du milieu de culture un mélange de glycine et α alanine, de préférence à celui préconisé par divers auteurs qui faisaient un mélange de nombreux acides aminés. Dans ses récentes expériences White (1939) a progressivement abandonné le mélange complexe d'amino-acides et employé uniquement la glycine comme source d'acide aminé pour la culture in vitro de méristèmes radiculaires.

TABLEAU I

| Séries | 0 | I | II | III | IV | V | VI | VII | Témoins |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Moment d'application de l'hétéro-auxine : | graines sèches | 1er jour | 2me jour | 3me jour | 4me jour | 5me jour | 6me jour | 7me jour | |
| **Nombre de racines :** | | | | | | | | | |
| moyen : | 10 | 10 | 10 | 9,9 | morts | morts | 17 | 12 | 16 |
| minimum : | 9 | 9 | 8 | 9 | — | — | 14 | 9 | 10 |
| maximum : | 14 | 16 | 16 | 13 | — | — | 18 | 17 | 20 |

Si l'examen des hypocotyles avait été prolongé, cette infériorité quant au nombre de racines se serait probablement atténuée. Mais le point important de cette expérience est la démonstration de la fixité du facteur organisateur par rapport à l'hétéroauxine.

Pour pousser plus loin la recherche, il faudrait réussir à faire vivre et traiter par l'hétéroauxine des embryons privés des cotylédons avant la germination. Nous avons essayé de retirer les cotylédons des graines mais nous n'avons pas réussi sur ce matériel très petit et difficile à manipuler.

Cependant, cette expérience est suffisamment démonstrative pour nous permettre d'affirmer que au cours de l'embryogénie un facteur organogénétique que nous appellerons provisoirement rhizocaline fixée a été distribué et fixé dans le péricycle de l'hypocotyle.

Cette rhizocaline doit être distinguée du facteur rhizogénétique mobile qui, pour les plantules, existe en réserve dans les cotylédons, qui se déverse dans l'hypocotyle pendant la germination et qui est entraîné vers les racines pendant l'inanition. (Voir Bouillenne et Went, 1933 (3).)

## B. — Expériences sur plantes adultes

Le facteur rhizogénique fixé cellulairement dans les plantules de *Impatiens Balsamina* se retrouve dans les mêmes tissus devenus adultes. De nombreuses expériences nous l'ont montré : elles ont été réalisées à différents moments de la vie de la plante et à différents moments de l'année. Les apports de substances résultant de la croissance de la plante n'augmentent pas le potentiel radiculaire fixé que l'on décèle après inanition (1). Le nombre moyen de

(1) Sujets cultivés ensuite en milieu nutritif.

racines apparaissant, sur toute la longueur des hypocotyles inanitiés, de plantules non traitées aux auxines est de 20 à 25 ; il est de 5 à 10 selon les conditions expérimentales sur les hypocotyles inanitiés de plantes adultes en fleurs — hypocotyles assez gros, non traités et observés en tubes en serre où la saturation en humidité de l'atmosphère n'est pas réalisée et où les racines n'apparaissent qu'à la base des sujets.

La question se pose de savoir si tous les niveaux de ces hypocotyles inanitiés de plantes adultes sont capables comme la base de faire des racines et si la croissance prolongée des racines de néo-formation, à la base des hypocotyles inanitiés, ne provoque pas un épuisement ou une destruction des facteurs radicigènes fixés dans les sommets de ces hypocotyles lorsqu'ils étaient jeunes.

Pour éviter l'objection qui résulterait du fait que (selon Went) l'auxine joue un rôle dans la rhizogenèse sous la forme d'une « preparatory reaction » et qu'elle ne serait pas présente dans les tissus inanitiés, nous avons organisé l'expérience suivante, en présence d'hétérauxine en deux concentrations, l'une biologique, l'autre réactionnelle.

Mais nous dirons tout d'abord que de nombreux essais antérieurs, sur l'action de l'hétérauxine appliquée à la base des hypocotyles adultes inanitiés, nous ont donné le résultat suivant :

L'hétérauxine en fortes concentrations ne provoque pas à la base des hypocotyles adultes inanitiés un nombre de racines supérieur à celui qui apparaît sur les témoins inanitiés non traités. C'est exactement ce qui se passe pour les hypocotyles inanitiés de plantules, pour lesquels nous avons conclu que l'hétérauxine n'amène pas une mobilisation ou une redistribution de la rhizocaline fixée.

Voici le protocole de l'expérience réalisée sur hypocotyles de plantes adultes pour déterminer si les divers niveaux de cet organe inanitié sont capables de présenter une rhizogenèse, soit dans le milieu nutritif seul, soit en présence d'hétérauxine, c'est-à-dire dans des conditions où ce corps peut être considéré comme facteur limitant.

Des graines de *Impatiens Balsamina* sont semées en terreau (le 15 mars 1943) et tenues en serre à une lumière diffuse et une température de 20-22°. 36 jours plus tard, les plantes ont 15-16 feuilles. On décapite les hypocotyles au-dessous du nœud cotylédonnaire. Les hypocotyles munis de leurs racines sont transférés dans l'eau ordinaire, où ils sont inanitiés (serre, lumière diffuse, température 22° C.)

Puis on coupe les bases, à un centimètre et demi au-dessus de la zone des racines visibles extérieurement, ce qui donne des hypocotyles de 8 à 10 centimètres de long.

Tous les hypocotyles adultes ainsi préparés sont placés dans le milieu nutritif (1) qui est changé 2 ou 3 fois par semaine. Chaque hypocotyle est dans un tube individuel, et remis dans la serre.

Après 27 jours, les hypocotyles sont bien vivants et portent à leur base des racines de néoformation dont certaines sont très longues : 50, 100, 150, 180 mm. ; elles continuent à croître régulièrement mais leur nombre n'augmente plus ; il est stationnaire depuis quelques jours.

On choisit deux lots de 18 hypocotyles aussi comparables que possible. On enlève toutes les parties basales qui portent des racines visibles.

Dans le premier lot, on répartit les 18 hypocotyles en 3 séries de 6 que l'on plonge respectivement dans les solutions suivantes :

Premier lot, Série I : milieu nutritif seul ;

Premier lot, Série II : milieu nutritif + hétérauxine en concentration biologique de 10 γ 0/00 ;

Premier lot, Série III : milieu nutritif + hétérauxine en concentration réactionnelle de 5 mg 0/00.

Dans le deuxième lot, les hypocotyles sont divisés chacun en deux moitiés : la partie supérieure est appelée sommet, la partie inférieure base.

Les couples « base »et « sommet » sont ensuite répartis dans les trois séries de liquides nutritifs comme pour le premier lot.

Les deux lots d'hypocotyles sont suivis pendant 40 jours, ce qui porte la durée de l'expérience à 67 jours.

Le tableau II résume les observations faites sur le 1er lot.

On y peut voir que :

1) L'inanition des hypocotyles adultes ne détruit pas toute possibilité de rhizogenèse à leur base, du moment qu'on les plonge dans le milieu nutritif ;

2) Les racines apparues présentent une période de croissance considérable ; elles deviennent très longues : 150-180 mm. ;

3) Notre milieu de culture est très favorable à la croissance des racines attachées à une portion d'hypocotyle.

---

(1) Milieu nutritif, quantités pour un litre :

| | |
|---|---|
| Sucrose | 15 gr. |
| Vitamine $B_1$ | 1 mgr. |
| Vitamine $B_6$ | 1 mgr. |
| Vitamine C | 1 mgr. |
| Adénine | 0,5 mgr. |
| Glycine + alanine | 2 mgr. |

## TABLEAU II

*Premier Lot.*

Néoformation de racines sur hypocotyles adultes simplement raccourcis par la base.

Hypocotyles de plantes adultes inanitiés puis amputés des racines de la plante. Ensuite, mis en bouturage pendant 27 jours en milieu nutritif. L'amputation une nouvelle fois des racines qui se sont formées met les portions supérieures de ces hypocotyles directement en contact avec diverses solutions. La néoformation de racines sur ces portions est observée.

Nombre de racines nouvelles formées à la base des hypocotyles adultes inanitiés.

(Culture sur milieu nutritif seul, (moyenne sur 6 hypocotyles) dans chaque série).

| 27 jours après le début de l'expérience | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | $7^{60}$ | $8^{80}$ | $4^{120}$ | $4^{120}$ | $7^{180}$ | $2^{150}$ | $6^{150}$ | $8^{150}$ | $3^{60}$ | $3^{50}$ | $8^{150}$ | $6^{10}$ | $5^{60}$ | $6^{150}$ | $5^{150}$ | $3^{50}$ | $5^{60}$ | $9^{40}$ |
| | Moyenne 5.3 | | | | | | Moyenne 5.6 | | | | | | Moyenne 5.5 | | | | | |

Au 27e jour, toutes les racines visibles sont amputées ; les portions supérieures des hypocotyles sont placées dans :

| | Série I<br>Milieu nutritif seul | | | | | | Série II<br>Milieu nutritif<br>+ hétérauxine 10 γ 0/00 | | | | | | Série III<br>Milieu nutritif<br>+ hétérauxine 5 mgr 0/00 | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| NOMBRE de racines : | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| après 10 jours ... ... ... | début néoformation | | | | | | début néoformation | | | | | | début néoformation | | | | | |
| après 21 jours ... ... ... | $3^{1}$ | $4^{2}$ | $2^{50}$ | $4^{30}$ | $6^{30}$ | $4^{60}$ | $2^{1}$ | $2^{15}$ | $5^{80}$ | $7^{30}$ | $2^{1}$ | $15^{15}$ | 1 | 7 | $3^{10}$ | 6 | 1 | $6^{10}$ |
| après 31 jours ... ... ... | + | + | $2^{100}$ | $4^{70}$ | $6^{100}$ | $4^{100}$ | $2^{1}$ | $5^{30}$ | $5^{90}$ | $7^{40}$ | $7^{1}$ | $15^{50}$ | 3 | 7 | $3^{10}$ | 6 | 1 | $8^{15}$ |
| mortalité commence au 40e jour ... ... ... | + | + | $2^{150}$ | $4^{70}$ | $6^{140}$ | $4^{140}$ | $2^{1}$ | + | + | + | $7^{8}$ | + | + | + | + | + | mal<br>+ | mal<br>+ |
| | mortalité 30 % | | | | | | mortalité 70 % | | | | | | mortalité 100 % | | | | | |

Note. — Les chiffres de ce tableau et des tableaux suivants expriment le nombre de racines avec un exposant qui donne la longueur en mm. de la plus longue racine que chacun des hypocotyles a réussi à faire pousser.

Le signe + indique que le sujet est mort. Mal. = malade.

Cette croissance des racines à la base n'empêche pas les portions supérieures des hypocotyles inanitiés adultes plongées à leur tour dans le liquide nutritif de produire des racines, qui peuvent aussi devenir très longues : 100-150 mm. ;

4) Tous les niveaux des hypocotyles sont et restent susceptibles de faire des racines ; le facteur rhizogénique fixé dans les portions supérieures des hypocotyles n'est pas drainé ou inactivé ;

5) L'hétéroauxine en concentrations biologiques (10 γ 0/00) ou réactionnelles (5 mg 0/00) n'influence pas quantitativement la rhizogenèse, comme nous l'avons déjà souvent observé.

Le Tableau III montre les résultats obtenus dans le deuxième lot (hypocotyles découpés en deux parties « base et sommet »). Les bases, c'est-à-dire les portions d'hypocotyles immédiatement supérieures à la région qui, pendant la première période de croissance radiculaire (27 jours) a porté des racines, meurent rapidement, alors que lorsqu'elles sont laissées en contact avec leur sommet, elles vivent et portent des racines (voir tableau II). La question de masse de tissu ne peut être mise en jeu ici, car nos tronçons ont une moyenne de 2-4 cm. de longueur et nous savons (Bouillenne, p. 80, 1933, Noël, 1947) que des tronçons de 20 mm. sont parfaitement viables et capables de faire apparaître de nombreuses racines. Il faut admettre que la première période de croissance radiculaire à la base des hypocotyles a épuisé les portions immédiatement supérieures en substances d'importance vitale (qui ne sont ni l'auxine ni la rhizocaline). N'oublions pas qu'il s'agit d'hypocotyles adultes.

Les sommets des hypocotyles adultes inanitiés ont fait apparaître des racines en néoformation de manière parfaitement normale et se sont comportés comme s'ils avaient été des bases, lorsqu'ils se sont trouvés dans les mêmes conditions que celles-ci.

Ainsi donc, les deux expériences (A) et (B), réalisées respectivement sur les hypocotyles de plantules étiolées et inanitiées et sur les hypocotyles inanitiés de plantes adultes démontrent qu'une certaine quantité de facteurs organisateurs de racines est liée aux constituants cellulaires des hypocotyles dès les premiers jours de la germination et reste attachée aux divers niveaux de cet organe puisqu'elle peut continuer à y manifester son activité dans les mêmes conditions beaucoup plus tard. Ce comportement révèle un état fixé de la rhizocaline qui ne peut subir d'action mobilisatrice par l'hétéroauxine ou par une croissance prolongée des racines dans les parties inférieures.

Il ne paraît pas douteux qu'elle est dans ces conditions un facteur fixé cellulairement.

## TABLEAU III

*Deuxième Lot.*

Néoformation de racines sur hypocotyles adultes raccourcis par la base et coupés en deux moitiés.
Hypocotyles inanitiés puis amputés de leurs racines et plongés 27 jours dans le liquide nutritif.

Nombre de racines nouvelles formées à la base des hypocotyles adultes inanitiés.
(Culture dans le liquide nutritif seul (moyenne sur 6 hypocotyles) dans chaque série).

| 27 jours après le début de l'expérience ... ... | $5^{80}$ $5^{180}$ $8^{150}$ $3^{60}$ $4^{100}$ $7^{1}$ Moyenne $5.3^{(95)}$ | $6^{100}$ $4^{100}$ $5^{50}$ $5^{150}$ $4^{100}$ $6^{50}$ Moyenne $5^{(75)}$ | $3^{100}$ $9^{20}$ $5^{150}$ $7^{20}$ $5^{10}$ $2^{90}$ Moyenne $5.1^{(65)}$ |
|---|---|---|---|

Au 27e jour, toutes les bases portant des racines sont recoupées sur une hauteur de 2 centimètres et les portions supérieures des hypocotyles sont ensuite divisées en deux parties de longueur égale (2-4 cm.) ; chaque tronçon est placé dans :

| NOMBRE de racines | | I<br>Milieu nutritif seul | | | | | | II<br>Milieu nutritif +<br>10 γ 0/00 hétéroauxine | | | | | | III<br>Milieu nutritif +<br>5 mg 0/00 hétéroauxine | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | début néoformation | | | | | | début néoformation | | | | | | début néoformation | | | | | |
| après 10 jours ... ... ... | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| *21 jours* | sommet ... ... ... | $3^{70}$ | $4^{60}$ | $5^{70}$ | $5^{100}$ | $3^{60}$ | $3^{40}$ | $6^{100}$ | $4^{6}$ | $3^{15}$ | $2^{4}$ | $3^{50}$ | $4^{1}$ | $3^{1}$ | $4^{80}$ | $7^{10}$ | $5^{2}$ | $4^{30}$ | $11^{4}$ |
| | base ... ... ... ... | $1^{*}$ | + | $3^{1}$ | $6^{15}$ | $3^{1}$ | $3^{25}$ | + | $2^{1}$ | + | $2^{1}$ | + | + | $1^{*}$ | $2^{1}$+ | $1^{*}$ | + | 0 | $1^{1}$+ |
| *31 jours* | sommet ... ... ... | $3^{80}$ | $5^{140}$ | $5^{110}$ | $5^{240}$ | $3^{140}$ | $3^{80}$ | $7^{150}$ | $4^{10}$ | $3^{20}$ | $2^{6}$ | $3^{70}$ | + | $3^{1}$ | $4^{90}$ | $7^{10}$ | + | $4^{30}$ | $15$+[4] |
| | base ... ... ... ... | + | + | + | + | + | $5^{25}$ | + | $4^{*}$ | + | $3^{1}$ | + | + | $2^{1}$ | + | + | + | $3^{1}$ | + |
| *39 jours* | sommet ... ... ... | $3^{80}$ | $5^{150}$ | $5^{100}$ | $5^{250}$ | $3^{140}$ | $3^{100}$ | $7^{160}$ | + | + | + | $3^{80}$ | + | $3^{1}$ | $4^{90}$ | + | + | + | + |
| | base ... ... ... ... | — | — | — | — | — | + | + | + | + | $3^{5}$ | + | + | $4^{1}$ | + | + | + | + | + |

(1) Les moyennes par hypocotyle (base + sommet) n'ont pas été calculées parce qu'elles seraient faussées du fait que les bases sont mortes prématurément avant d'avoir pu former leurs racines.

Les racines sont formulées par le chiffre de leur nombre suivi d'un exposant qui exprime en mm. la longueur atteinte par la plus grande racine de chaque hypocotyle.

Le signe (*) indique que les racines sont très courtes, plus petites que 1 mm.

## II. — RHIZOCALINE MOBILE

Le facteur rhizogénique fixé cellulairement et non mobilisable par l'action de l'hétérauxine, dont nous montrons dans le présent travail, une fois de plus l'existence, ne peut pas être confondu avec le facteur photosynthétisé dans les feuilles, circulant dans la plante et mobilisable par l'action de l'hétérauxine. De nombreux auteurs ont incontestablement mis en évidence ce facteur dans les phénomènes de formation de racines en nombre progressif. Ce facteur est tout aussi spécifiquement responsable de l'apparition des racines que la rhizocaline fixée ; car il a été démontré qu'il n'est pas un aliment général et que, sans lui, il n'y a pas de rhizogenèse (Went, Bouillenne, Cooper, Moureau, Delarge, Gautheret, etc.).

Nous allons exposer maintenant une expérience dans laquelle l'action de l'hétérauxine sur la néoformation des racines est comparée dans deux cas clairement définis :

Dans le premier cas, les hypocotyles et les épicotyles de plantes adultes de *Impatiens Balsamina* subissent une période d'inanition avant d'être traités par l'hétérauxine (technique habituelle du root-test).

Dans l'autre cas, ces mêmes organes, provenant de plantes comparables, de même âge et cultivées dans les mêmes conditions, sont traitées directement sans inanition préalable ; en d'autres termes, ils se présentent comme des boutures contenant, au moment de l'expérience, le matériel multiple et complexe provenant des activités foliaires. Ce matériel existait aussi évidemment, avant l'inanition, dans les plantes inanitiées ; mais nous avons prouvé que pendant cette manipulation, les organes perdent peu à peu, au profit des racines normales laissées en place, les éléments nutritifs, organogéniques et autres que les feuilles avaient apportés et qui se trouvaient dans la circulation. De sorte que la comparaison qui, dans cette expérience, met en présence des organes inanitiés et des organes comparables mais non inanitiés, doit nous donner la mesure de l'apport des feuilles, dans les hypocotyles de plantes adultes, au moment de l'expérience. Les plantes inanitiées constituent en quelque sorte les témoins de cette expérience.

Des graines de *Impatiens Balsamina* sont mises à germer sur terreau en serre (température 14-26° C.)

Une partie des plantes est décapitée après deux mois de végétation, au début de la floraison, en dessous du nœud d'insertion de la première feuille ; ces plantes enracinées (racines en place) comportent un hypocotyle et un épicotyle ; elles sont soumises à l'inanition pendant douze jours à l'obscurité totale.

L'autre partie du semis est laissée à la lumière et décapitée de la même manière, mais seulement douze jours plus tard ; les plantes de ce groupe ont donc vécu 12 jours de plus, normalement avec toutes leurs feuilles.

Les deux groupes sont alors traités simultanément.

On sépare, dans tous les individus, épicotyle et hypocotyle.

Ces parties de plantes sont mises dans les tubes habituels de nos expériences et répartis dans chacun des deux groupes en 8 séries :

Série 1. — Hypocotyles témoins, plongés par la base continuellement dans le milieu nutritif ordinaire ;

Série 2. — Hypocotyles témoins plongés pendant 5 heures par leur sommet dans le milieu nutritif, puis replacés en position normale dans celui-ci ; la même manipulation a eu lieu le lendemain ;

Série 3. — Hypocotyles plongés par la base dans de l'hétérauxine à 25 mg 0/00 pendant 5 heures ;

Série 4. — Hypocotyles plongés par le sommet dans de l'hétérauxine à 25 mg 0/00 pendant 5 heures ;

Les séries 5, 6, 7 et 8 sont constituées par des épicotyles traités respectivement comme les séries 1, 2, 3, 4.

Les hypocotyles et épicotyles traités à l'hétérauxine sont après traitement lavés à l'eau et remis dans le milieu nutritif, tous en position normale, comme les témoins.

Le lendemain, hypocotyles et épicotyles déjà traités à l'hétérauxine subissent un nouveau traitement pendant 5 heures à une concentration de 50 mg 0/00, puis ils sont lavés et remis dans le milieu nutritif. Ces deux applications successives d'hétérauxine, respectivement de 25 et 50 mg 0/00 ont été réalisées pour éviter de mettre directement les organes en contact avec la solution réactionnelle la plus concentrée, ce qui aurait eu pour conséquence une toxicité, spécialement dans le cas du matériel inanitié ; il convenait d'interrompre le traitement marquant le début de l'expérience par un séjour dans les solutions nutritives.

Les conditions de l'expérience sont ici : obscurité totale, toutes manipulations à la lumière rouge, température 24°, humidité environ 70 %, liquides changés tous les deux jours.

## GROUPE I : SUJETS INANITIÉS

Les résultats sont donnés dans le tableau IV.

Les épicotyles et les hypocotyles traités par l'hétérauxine à leur base ou à leur sommet ne manifestent dans le phénomène de rhizogenèse par rapport aux témoins aucun changement, pas plus sur le nombre que sur la localisation

des racines ; sauf en ce qui concerne les épicotyles (sommets traités), où il n'y a eu aucune apparition de racines : au 41e jour d'expérience, trois sont morts ; les quatre autres sont bien vivants et portent à leur sommet des cals volumineux (voir Pl. 3 photo 1). Mais la longueur des racines sur les organes traités — soit par la base soit par le sommet — a été influencée dans le sens d'une inhibition considérable de l'allongement, surtout lorsque l'hétérauxine est appliquée aux sommets des hypocotyles (voir Pl. 3 photo 2 ; Pl. 4 photos 1 et 2).

Dans cette expérience, les hypocotyles témoins inanitiés provenant de plantes adultes présentent un nombre de racines un peu inférieur (3 à 4) à celui que nous avons observé précédemment (5 à 6). Nous pensons qu'il faut attirer l'attention sur le fait que, ici, l'expérience s'est déroulée dans l'obscurité totale et qu'auparavant elle était installée en serre à la lumière du jour (voir Pl. 6).

Ainsi donc la réponse des hypocotyles et épicotyles de plantes adultes, inanitiées, à l'action de l'hétérauxine est la même que celle que nous avons observée dans nos expériences précédentes. Les racines qui se forment dans les conditions de ces divers essais sur les témoins et sur les sujets traités sont une expression du potentiel de la rhizocaline fixée dans les tissus, et non mobilisable par le traitement. Un facteur rhizogénique mobile n'est pas décelable dans ce cas.

Pour les hypocotyles, il s'agit de rhizocaline fixée, localisée dans les cellules du péricycle au cours de la constitution de l'embryon. Pour les épicotyles, il s'agit de rhizocaline fixée, localisée dans les cellules voisines du liber des faisceaux vasculaires typiques des tiges. La localisation, selon nous, s'y est produite dans le méristème de la gemmule, lorsque la croissance de celle-ci a commencé entre les deux cotylédons et que le premier entrenœud de la tige et le premier primordium foliaire ont été constitués.

## GROUPE II : SUJETS NON INANITIÉS

Les résultats figurent au tableau V. Il s'agit de sujets provenant de plantes adultes.

Les hypocotyles témoins — à leur base — laissent apparaître une moyenne de 14,3 racines (après 36 jours), c'est-à-dire 10 racines environ de plus que les mêmes bases d'hypocotyles inanitiés (4 à 6 racines) après le même temps (voir Pl. 5 photo 1).

Traitées à l'hétéroauxine, les bases d'hypocotyles non inanitiés montrent une moyenne de 21,3 racines. Ici l'hétérauxine a une action sur le nombre de néo-formations alors qu'elle n'en a pas sur la production de racines des hypocotyles inanitiés. Nous confirmons donc les résultats de nos expériences

## TABLEAU IV.

*Groupe I. — Sujets inanitiés.*

Plantes adultes, amputées de leurs feuilles et ne comportant plus que l'hypocotyle enraciné et l'épicotyle, sont *inanitiées* pendant 12 jours à l'obscurité totale ; ensuite elles sont amputées de leurs racines et divisées chacune en deux parties : Hypocotyle et Epicotyle qui sont plongés soit par la base, soit par le sommet dans l'hétéroauxine à forte concentration (25 - 50 mg. 0/00) puis placés en position normale dans le liquide nutritif.

| | *Sujets non-traités* Témoins plongés continuellement dans milieu nutritif | *Sujets traités* par deux applications successives d'hétéroauxine respectivement à la concentration de 25 mg. 0/00 et de 50 mg. 0/00. | |
|---|---|---|---|
| NOMBRE de racines apparues sur la base des : | | Sommets traités | Bases traitées |
| *10e jour :* | début de l'apparition des racines sur hypocotyles | | |
| *21e jour :* Epicotyles | $3^4$ $3^2$ 0 $2^6$ 0 0 $2^2$ | 0 0 0 0 0 0 0 | + $2^2$ $4^1$ + $4^1$ $4^2$ 0 |
| | | des cals se sont produits | |
| Hypocotyles | 0 0 $2^{12}$ 0 $3^2$ $2^6$ $2^{15}$ | $4^6$ $1^{20}$ $3^4$ 0 + + 0 | + $3^2$ + $5^{10}$ + $2^3$ 2 |
| *30e jour :* Epicotyles | $3^7$ $3^{10}$ $3^2$ $3^{20}$ + 0 $2^{10}$ | 0 0 0 0 + + 0 | — $2^3$ $4^1$ + $6^1$ $4^2$ 0 |
| Hypocotyles | + $3^{10}$ $2^{20}$ 0 $4^5$ $2^{30}$ $3^{60}$ | $4^6$ $2^{20}$ $5^4$ + — — $1^5$ | — $3^7$ — $5^{30}$ — $2^6$ $2^3$ |
| *41e jour :* Epicotyles | $5^7$ + + $3^{100}$ + + $4^{40}$ | 0 0 + 0 + + 0 | — — $4^1$ — $8^1$ + + |
| Hypocotyles | + $3^{10}$ $2^{20}$ + $4^{15}$ $4^{30}$ $3^{150}$ | $5^{10}$ + $5^{12}$ — — — $1^9$+ | — $3^{10}$ + $8^{30}$ $8^{30}$ + + |

Chaque série verticale correspond à une même plante.

## TABLEAU V

*Groupe II. — Sujets non-inanitiés.*

Nombre de racines apparues sur épicotyles et hypocotyles de *Impatiens Balsamina* adultes, traités par la base ou le sommet par de l'hétéroauxine à forte concentration (25 et 50 mg 0/00)

Expérience sur 7 plantes

| | | | | | | | | | | | moyenne |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| **Bases** traitées à l'Hétéroauxine | au $13^e$ *jour* : *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | 0 | $8^5$ | 3 | $3^6$ | mal. | $5^*$ | $7^1$ | | 4,3 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | $17^5$ | $16^6$ | 0 | $30^5$ | $17^6$ | $9^8$ | $14^5$ | | 7,4 |
| **Sommets** traités à l'Hétéroauxine | *Epicotyles* : | Sommet . . . | $7^{12}$ | $6^{20}$ | $6^4$ | 0 | $9^{10}$ | $2^{10}$ | $5^{10}$ | | 5,8 |
| | | Base . . . . . | $8^{10}$ | 13 | $2^3$ | 0 | 0 | 0 | $5^4$ | | 4 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | $2^4$ | | 0 ? |
| | | Base . . . . . | $17^{10}$ | $20^{15}$ | + | $15^{20}$ | $7^{20}$ | $11^{20}$ | $20^{20}$ | | 15 |
| TEMOINS | *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | $6^{12}$ | $12^{15}$ | $9^1$ | $15^4$ | $12^{20}$ | 9 | 10 | | 10 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | 12 | $14^{20}$ | $9^{20}$ | $9^{30}$ | $10^{10}$ | $9^8$ | $12^{20}$ | | 10 |
| **Bases** traitées à l'Hétéroauxine | au $23^e$ *jour* : *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | 0 | $9^8$ | $8^3$ | $7^{10}$ | $3^1$ | $7^1$ | $8^4$ | | 7 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | |
| | | Base . . . . . | $20^{30}$ | $18^{20}$ | $19^{20}$ | $30^{20}$ | $25^{25}$ | [illegible] | [illegible] | | |

| | | | | | | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| traités à l'Hétéroauxine | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | mal. | 3 | 1 | 2[4] * | |
| | | Base . . . . . | $25^{20}$ | $25^{50}$ | + | $18^{20}$ | $15^{50}$ | $11^{60}$ | $22^{50}$ | 20,5 |
| TEMOINS | *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Base . . . . . | $15^{15}$ | $15^{20}$ | $14^{50}$ | $14^{100}$ | $9^{80}$ | $15^{50}$ | $14^{4}$ | 13,9 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Base . . . . . | $11^{50}$ | $14^{80}$ | $10^{10}$ | $10^{100}$ | $10^{200}$ | $15^{100}$ | $12^{100}$ | 10,5 |
| **Bases** traitées à l'Hétéroauxine | au 36[e] *jour* : | | | | | | | | | |
| | *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Base . . . . . | 0+ | $12^{10}$ | $8^{3}$ | $8^{10}$ | $3^{1}$ | $10^{1}$ | $10^{4}$ | 8,5 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0+ | 0+ | 0 | 0 | 0+ | 0 |
| | | Base . . . . . | $22^{60}$ | $18^{20}$ | $25^{30}$ | $30^{20}$+ | $24^{80}$ | $15^{10}$ | $15^{6}$+ | 21,3 |
| **Sommets** traités à l'Hétéroauxine | *Epicotyles* : | Sommet . . . | $10^{10}$ | $15^{25}$ | $15^{10}$ | + | $10^{15}$+ | $6^{13}$+ | $7^{10}$ | 10,5 |
| | | Base . . . . . | $15^{20}$ | $4^{1}$+ | $4^{3}$ | + | 0 | 0 | $8^{10}$ | 5,1 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | mal. | 6* | 0 | 0+ | $4^{1}$ | $5^{1}$ | $3^{4}$ * | $3^{1}$ |
| | | Base . . . . . | $25^{50}$ | $25^{50}$ | + | $18^{20}$ | $15^{60}$ | $11^{80}$ | $22^{80}$ | 19,3 |
| TEMOINS | *Epicotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Base . . . . . | $15^{60}$ | $15^{120}$ | $14^{80}$ | $19^{150}$ | $13^{150}$ | $15^{80}$ | $14^{4}$+ | 15 |
| | *Hypocotyles* : | Sommet . . . | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| | | Base . . . . . | $14^{100}$ | $14^{150}$ | $10^{150}$ | $12^{150}$ | $15^{300}$ | $20^{200}$ | $15^{200}$ | 14,3 |

* Indique la présence de cals au sommet ou à la base du fragment.

* Indique que la pointe radiculaire est plus petite que 1 mm.

publiées en 1938 sur les hypocotyles, non inanitiés de plantes adultes, où nous constations aussi que l'hétérauxine appliquée à des hypocotyles fraîchement coupés augmentait considérablement le nombre de racines par rapport aux témoins non inanitiés. Ce supplément de racines que fait apparaître l'hétéroauxine dépend d'un facteur qui n'est pas le même que celui sur lequel l'hétéroauxine n'avait pas d'action et qui existe à l'état fixé dans les hypocotyles inanitiés. Ces deux facteurs sont présents à la base des hypocotyles non inanitiés et non traités.

Le rôle de l'auxine est de mobiliser vers le bas une partie de ce qui est déplaçable et qui est répandu aux divers niveaux de l'organe : c'est la rhizocaline mobile. Nous pensons que l'inanition l'a entraînée vers le bas de la plante et l'a ainsi fait disparaître de l'hypocotyle, laissant uniquement sur place la rhizocaline fixée.

Lorsque les hypocotyles non inanitiés sont traités à l'hétérauxine par leurs sommets, la base révèle de nombreuses racines de néoformation (19,3). C'est un peu moins que quand la base elle-même a plongé dans les solutions ; mais cette fois quelques racines apparaissent sur le sommet lui-même de l'hypocotyle (voir Pl. 5 photo 2).

Schématisons les résultats obtenus après 36 jours sur

**Sujets non inanitiés**

**Témoins** :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Epicotyles | Sommet | 0 | |
| | Base | $15^{(90)}$ | |
| Hypocotyles | Sommet | 0 | |
| | Base | $14{,}3^{(170)}$ | |

**Bases**

traitées à l'Hétéroauxine

| | | | |
|---|---|---|---|
| Epicotyles | Sommet | 0 | |
| | Base | $8{,}5^{(31)}$ | |
| Hypocotyles | Sommet | 0 | *Total* |
| | Base | $21{,}3^{(32)}$ | $21{,}3 + 0 = 21{,}3$ |

**Sommets**

traités à l'Hétéroauxine :

| | | | |
|---|---|---|---|
| Epicotyles | Sommet | $10{,}5^{(14)}$ | *Total* |
| | Base | $5{,}1^{(5)}$ | $10{,}5 + 5{,}1 = 15{,}6$ |
| Hypocotyles | Sommet | $3^{(1)}$ des cals | *Total* |
| | Base | $19{,}3^{(56)}$ | $19{,}3 + 3 = 22{,}3$ |

En ce qui concerne les épicotyles non inanitiés, les néoformations radiculaires à la base sont nettement plus abondantes que dans le cas où ces organes sont inanitiés (moyenne de 15 au lieu de 3 à 4 environ) après plus de 30 jours.

L'hétérauxine appliquée à la base ne semble pas avoir d'action nette et détermine des symptômes de toxicité ; appliquée au sommet, elle y mobilise une

partie du facteur rhizogénique déplaçable, et il se forme des racines aux deux extrémités.

Voici les résultats globaux de cette expérience :

| Lorsque l'Hétérauxine est appliquée | à la Base | au Sommet |
|---|---|---|
| sur Epicotyles non inanitiés | Pas d'augmentation du nombre de racines.<br>Il n'y a pas de racine au sommet :<br>Phénomène de toxicité | Pas d'augmentation du nombre de racines.<br>Changement de localisation : les racines apparaissent simultanément á la base et au sommet. |
| sur Hypocotyles non inanités | Augmentation du nombre de racines á la base.<br>Il n'y a pas de racine au sommet. | Augmentation du nombre de racines à la base.<br>Peu de racines au sommet. |

Quand on compare les réponses des hypocotyles et des épicotyles à l'action de l'hétéroauxine appliquée à la base ou au sommet de ces deux organes, on remarque un fait curieux : il semble que la rhizocaline mobile ne voyage que très difficilement en sens inverse de la polarité dans les hypocotyles, ainsi qu'en témoigne le très petit nombre de pointes radiculaires apparues aux sommets, endroits d'application d'hétérauxine et le retard avec lequel elles sont apparues.

Par contre, cette substance, même appliquée aux sommets, a nettement activé la formation des racines à la base des hypocotyles, tout comme si elle avait été appliquée à ce dernier endroit. (Voir également nos résultats publiés en 1938.) L'hétéroauxine circule donc très aisément dans le sens basipète. Ce fait confirme les observations faites par WENT sur les épicotyles de *Pisum* où, d'après nous, il montre une action des auxines sur la rhizocaline mobile.

D'autre part, dans les épicotyles, l'hétérauxine appliquée au sommet a un effet rhizogénique très marquant sur ce sommet. Par contre, la base ne paraît pas en avoir profité (voir Pl. 6).

## CONCLUSIONS

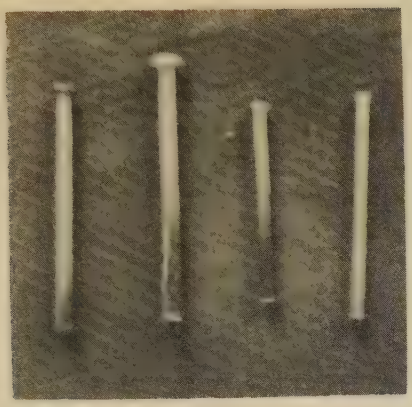
Dans les expériences sur hypocotyles inanitiés de *Impatiens Balsamina* L., nous avons montré que la rhizocaline est fixée et distribuée tout au long de ceux-ci par les activités embryonnaires et qu'elle n'est pas sensible aux auxines.

Dans les expériences sur hypocotyles et épicotyles non inanitiés, nous avons montré que, à côté de la rhizocaline fixée, la rhizocaline mobile existe et qu'elle peut être mise en évidence par l'application d'hétérauxine soit à la base, soit au sommet de ces deux organes.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
INSTITUT DE BOTANIQUE
(Laboratoire de Physiologie Végétale.)

## BIBLIOGRAPHIE

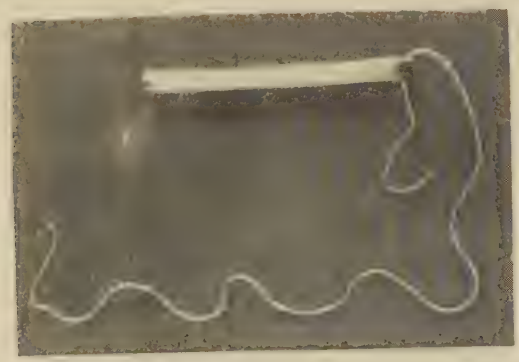
1) Avery et all. — *Amer. Journ. Bot.*, *27* (5) : 289-300 ; 1940 — *28* (6) : 498-506 ; 1941 — *28* (7) : 596-607 ; 1941 — *29* (8) : 612-616 ; 1942.
2) R. Bouillenne et Beltcheva. — *C. R. Soc. Biol.*, *109* : 575 ; 1932.
3) R. Bouillenne et F. Went. — *Annales Jard. Bot. Buitenzorg.*, *43* ; 1933.
4) R. Bouillenne. — *Congrès International de Bot.*, Amsterdam ; 1935.
5) R. Bouillenne et M. Bouillenne-Walrand. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, *71* (1) : 43-67 ; 1938.
6) R. Bouillenne. — *Congrès A. F. A. S.*, Liège ; 1939.
7) W. C. Cooper. — *Plant Physiology*, *11* : 779-793 ; 1936.
8) L. Delarge. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, *69* (1) : 28 ; 1936.
9) L. Delarge. — *Soc. Roy. Sc. Liège*, 2e série (5) ; 1941 (Mémoire posthume).
10) L. Delarge. — *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, 6-7 : 398-416, 1939.
11) Gautheret. — *Bull. Soc. Chim. biol.*, *24* : 13-47 ; 1942.
12) Gautheret. — Recherches sur la polarité des tissus végétaux, Masson, Paris, 1944.
13) J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, *12* : 562-571, 1939.
14) J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Bot. Belg.*, *73* : 142-200 ; 1940-41 (Mémoire).
15) J. Moureau. — *Bull. Soc. Roy. Sc. Liège*, *2* : 41-52 ; 1940.
16) P. Prevot. — La néoformation des bourgeons chez les végétaux, Hayez, Bruxelles ; 1939.
17) Skoog. — *Amer. Journ. Bot.*, *31* (1) : 19-24 ; 1944.
18) F. Went. — *Plant Physiology.*, *13* (1) : 55-81 ; 1938.
19) F. Went. — *Plant Physiology.*, *14* : 527-538 ; 1939.
20) F. Went. — *Amer. Journ. Bot.*, *26* : 24-29 ; 1939.
21) Ph. White. — *Plant Physiology.*, *14* : 527-538 ; 1939.



1. Epicotyles inanitiés traités par le sommet par hétérauxine : on remarque les cals au sommet des épicotyles, il n'y a pas eu d'apparition de racines ni à la base ni au sommet.

2. Hypocotyles inanitiés traités par le sommet par hétérauxine; il n'y a pas augmentation du nombre de racines à la base, celles qui apparaissent sont très courtes, épaissies; il n'y a pas de racines formées au sommet.

1. Epicotyle inanitie témoin, au 58me jour d'expérience ( $_{7}^{200}$ ).



2. Hypocotyle inanitié témoin, au 58me jour d'expérience.

Les 2 photos de cette planche montrent la formation et la croissance de racines sur organes inanitiés.

1. Hypocotyle non inanitie temoin (15 R 300).

2 Hypocotyles: sommets traités par hétérauxine. On distingue mal sur la photo les pointes méristématiques apparues au sommet des hypocotyles. Il y a une augmentation du nombre de racines formées à la base.

Epicotyles; sommets traités par hétérauxine. Il y a eu formation de racines au sommet et à la base des épicotyles.

Extrait de

LEJEUNIA

Revue de Botanique

Tome 11, 1947 Fascicule 2

# LE FACTEUR CELLULAIRE DANS LA RHIZOGÉNÈSE [1].

par

Raymond NOEL Asp. F. N. R. S.

Dans une de nos récentes expériences sur la rhizogénèse, l'existence d'un facteur cellulaire s'est manifestée.

Cette expérience avait pour but de mettre en évidence l'apport journalier de l'ensemble des feuilles que porte *Impatiens Balsamina* L. préalablement privé de ses racines et mis à bouturer dans de l'eau de la distribution.

Parmi les plantes d'un semis en serre, nous avons choisi des Balsamines aussi semblables que possible, ayant toutes le même âge physiologique et le même nombre de feuilles (12 feuilles). Nous avons sectionné l'hypocotyle de chacune d'elles au-dessus de la plus haute racine visible ; nous avons éliminé les cotylédons et, ensuite, placé chaque individu dans un tube de culture. L'éclairement artificiel était de 13 heures par jour, il a continué au même régime.

A partir de ce moment, toutes les 24 heures, nous enlevons toutes les feuilles à une série de huit plantes et l'expérience se présente comme suit :

1) Série témoin : ablation de toutes les feuilles au départ (série 0) ;
2) Séries 1, 2, 3, 4, 5, 7 : plantes ayant gardé respectivement leurs feuilles pendant 1, 2, 3, 4, 5, 7 fois 24 heures ;
3) Série de plantes ayant gardé leurs feuilles pendant toute la durée de l'expérience (18 jours).

---

(1) Présenté à la séance du 1er décembre 1947 de la Société Botanique de Liège (Section de Physiologie végétale).

Les observations relatives au nombre de racines néoformées, apparues sur l'hypocotyle au cours de l'expérience, sont réunies dans le diagr. 1 (pl. 7).

Dans les plantes entières poussant normalement, outre les 5 racines primordiales naissant avec la germination de la graine, on constate généralement la présence, à la base de l'hypocotyle, de quelques racines adventives très vigoureuses. Mais, en dehors de celles-ci, nous n'avons jamais constaté de néoformation radiculaire sur les hypocotyles avant l'enlèvement, à leur base, des autres racines. Cette absence de racines adventives et de germes radiculaires dans les tissus hypocotylaires dont nous nous sommes servis a été confirmée anatomiquement.

Dans les trois premières séries (0, 1, 2) nous n'avons remarqué aucune racine.

Pour les autres séries, pendant les deux premiers jours, aucune racine, puis, entre le deuxième et le quatrième jour, quelques racines sur quelques hypocotyles.

A partir du cinquième jour : les différences sont marquées :

La série 3 ne parvient pas à faire d'autres racines que celles apparues entre le deuxième et le quatrième jour, ce palier très bas se maintient jusqu'à la fin de l'expérience.

La série 4, bien que privée de ses racines depuis un jour, montre 5 nouvelles racines.

Les séries 5, 7 et 18 qui, à ce moment, sont encore en possession de leurs feuilles, font apparaître chacune, en moyenne, 30 nouvelles racines.

Au septième jour : la série 5, privée de ses feuilles depuis deux jours, révèle un supplément de 21 racines nouvelles.

Les séries 7 et 18 (encore munies de leurs feuilles) montrent chacune 101 racines supplémentaires.

Au huitième jour : la série 7, privée de ses feuilles depuis 1 jour manifeste encore 15 racines nouvelles.

La série 18, qui, systématiquement, n'est pas privée de ses feuilles, en manifeste 18.

A partir de ce moment : seule la série 18, avec feuilles, continue à augmenter assez fortement le nombre de ses nouvelles racines : 18, 36, 15, 3, 0, 0, 10, respectivement, de jour en jour, à partir du neuvième jour.

La série 7 continue à montrer une racine nouvelle par jour, pour les huit plantes réunies.

Les photos des planches 8 et 9 donnent l'aspect des plantes de différentes séries au quatorzième jour de l'expérience.

De toutes ces observations, on peut tirer les considérations suivantes :

Une plante, munie de ses feuilles et mise à bouturer dans nos conditions expérimentales, reste deux jours sans faire de racines. Elle fait quelques racines isolées du deuxième au quatrième jour, puis, pendant les sept jours suivants, elle montre un grand nombre de racines néoformées. Cette apparition de nouvelles racines est, ensuite, considérablement ralentie, jusqu'à la fin de nos observations.

L'ablation des feuilles arrête rapidement l'apparition de nouvelles racines ; cet arrêt est réalisé partout en 24 heures. Ceci s'indique par le fait que toutes les courbes sont pratiquement superposables jusqu'au moment de l'amputation. Vingt-quatre heures après celle-ci, on constate que les courbes manifestent un palier dans chaque série.

Il convient maintenant, dans l'examen de nos résultats, de faire la part qui revient à la photosynthèse et à la nutrition et la part qui est due à une activité rhizogène proprement dite.

Comment se fait-il que les feuilles, normalement en contact avec les plantes jusqu'au moment du départ de nos expériences, ne semblent pas avoir été capables, avant ce moment, de préparer les éléments nécessaires à une rhizogénèse sur l'hypocotyle ? En effet, les séries 0, 1 et 2 ne montrent aucune racine pendant quatorze jours et les séries 3 et 4 moins de 2 racines par plante. Or, les feuilles qui ont été laissées en contact pendant plusieurs jours *après le départ de l'expérience*, sont capables, au contraire, de préparer les éléments nécessaires à la rhizogénèse sur l'hypocotyle, puisque l'on observe une rhizogénèse abondante dans ces conditions.

Nous avons l'obligation de mettre au point la question de savoir si les plantes des séries 0, 1, 2, 3 et 4 n'ont pas, tout de même, commencé un phénomène de néoformation de racines, dont la croissance aurait été arrêtée avant que des racines ne soient perceptibles extérieurement. En d'autres termes, nous avons à discerner, dans le rôle des feuilles, la part qui revient à la néoformation proprement dite, c'est-à-dire constitution de germes radiculaires, et la part qui revient à la nutrition, glucidique ou autre, qui détermine l'allongement de ces germes hors de l'hypocotyle, c'est-à-dire leur croissance.

C'est dans ces conditions que nous avons réalisé un examen microscopique minutieux de la structure des hypocotyles, afin de déceler et de compter éventuellement les germes de racines qui se seraient formés et qui n'auraient pas traversé le parenchyme.

Nous avons appliqué, pour la première fois, à notre connaissance, systématiquement, la technique des coupes sériées (servant habituellement dans la

recherche du parcours des faisceaux) à une expérience de physiologie. Comme on va le voir, les résultats obtenus sont tels qu'il semble maintenant indispensable, pour des expériences de cet ordre, de procéder, toujours, à une vérification anatomique aussi précise.

Par cette méthode, nous avons, en effet, trouvé, dans les tissus, des germes de racines qui étaient invisibles extérieurement. Nous donnons dans les dessins des planches 10 et 11, l'aspect schématique de toutes ces racines dans les différents hypocotyles.

On y voit que le nombre de ces germes est grand précisément là, où les feuilles ont été coupées les premiers jours, petit, là où les feuilles ont été en contact avec les boutures pendant longtemps.

Si donc nous n'avions pas vu de racines extérieurement, c'est que leur croissance avait été arrêtée par la suppression des feuilles.

Le repérage microscopique des racines dans les différents lots de cette expérience nous révèle deux courbes (voir diagramme 2, pl. 7) :

1) La vitesse de progression du nombre de racines néoformées, qu'elles soient à l'état de germe ou qu'elles aient poussé ;

2) La vitesse de croissance de ces racines qui parviennent finalement à se montrer extérieurement pour continuer à s'allonger ensuite dans le milieu.

La discrimination de ces deux faits éclaire d'une façon objective le phénomène de néoformation lui-même.

Le rythme de la néoformation est donné par l'allure de la courbe 1. Il existe deux périodes :

Une première période d'intense néoformation ; elle se déclenche i n s t a n t a n é m e n t après l'amputation des racines existant à la base de l'hypocotyle et la mise en bouturage ; elle dure six jours.

Cette première période de néoformation est suivie d'un temps d'arrêt de six jours et ensuite commence une seconde période de néoformation d'allure un peu plus lente.

Le rythme de la néoformation déterminé, en première analyse, par l'examen macroscopique n'est pas identique à celui déterminé par l'examen microscopique. En effet, l'examen macroscopique rend compte des faits suivants : un temps de latence assez long (5 jours) suivi d'une période d'intense apparition de racines, qui s'atténue progressivement jusqu'à la fin de nos observations.

On voit aussi que presque toutes les racines néoformées pendant les six premiers jours de l'expérience ont grandi et sont toutes apparues à l'extérieur des tissus, en fin d'expérience.

Nous avons pu calculer que la vitesse de croissance des racines, depuis le tissu générateur jusqu'à l'extérieur, est relativement constante et continue et qu'il faut environ 5 jours à un primordium pour apparaître à la surface de l'hypocotyle. C'est bien ce que l'étude macroscopique nous a révélé dans l'observation du temps de latence qui est aussi de cinq jours environ.

En résumé, sur une plante portant des feuilles au moment où on la prive de ses racines, se présentent les phénomènes suivants :

Dans les premières heures d'amputation, de très nombreux germes se forment tout le long de l'hypocotyle et se mettent à grandir.

Cette néoformation radiculaire dure six jours. Elle s'interrompt six jours et reprend au treizième jour avec un rythme moins rapide.

Pendant tout ce temps, les primordia, formés pendant les deux périodes, ne cessent de grandir à une vitesse constante et continue à l'intérieur des tissus. Dès que les feuilles sont enlevées, cette croissance est arrêtée.

Ainsi donc, les feuilles agissent d'une façon directe et continue sur les phénomènes de croissance.

Les feuilles agissent-elles de la même façon sur le phénomène de néoformation ?

Cela semble peu probable si l'on considère le rythme discontinu enregistré dans la courbe représentative du phénomène. Or, toutes les conditions expérimentales sont maintenues constantes et la nutrition, elle aussi, révèle une action continue.

Aussi, nous semble-t-il plus logique d'interpréter les faits de la façon suivante :

Dans la nature, une Balsamine adulte compte, outre ses cinq racines primordiales, un certain nombre de racines adventives très grosses, situées à la base de l'hypocotyle.

Sitôt ces racines coupées, immédiatement, de nombreuses racines adventives se forment et grandissent. Cette succession rapide du traumatisme et de la néoformation radiculaire fait supposer que, dans l'hypocotyle, certaines cellules possèdent, à l'avance, le potentiel nécessaire à la formation de ces racines. C'est le facteur fixé de la rhizogénèse. Toutes les cellules possédant le facteur fixé déclenchent leurs mitoses, forment des primordia radiculaires qui grandissent.

Au sixième jour, toutes les cellules initiales ont déclenché leurs mitoses : nous sommes au palier de la courbe I.

Au dix-huitième jour, toutes les racines sont apparues à l'extérieur de l'hypocotyle.

Or, à partir du huitième jour, il y a déjà des racines fonctionnelles et peu à peu la plante reprend sa constitution normale (racines, tige, feuilles). Son métabolisme reprend petit à petit un rythme normal et de nouvelles cellules peuvent dans l'hypocotyle recevoir le potentiel nécessaire à la formation de nouvelles racines.

Aussi longtemps qu'une situation normale, stable, n'est pas rétablie, que les connexions ne sont pas complètement reformées, il peut exister des actions d'ordre traumatique, analogues à celles qui devaient se passer au moment de la première amputation.

C'est pourquoi, à partir de ces nouvelles cellules ayant acquis le facteur fixé, des racines nouvelles peuvent se former et continuer à le faire jusqu'au rétablissement d'un métabolisme normal.

Ainsi, cette expérience nous permet de confirmer l'hypothèse émise par R. et M. Bouillenne (*Lejeunia* 1947) : existence d'une rhizocaline fixée se trouvant dans des cellules bien déterminées.

Selon nous, toutes les cellules de l'hypocotyle qui donnent des racines possèdent 2 facteurs :

Un facteur A, fixé génétiquement dans toutes les cellules à caractère péricyclique,

Un facteur B, mobile, s'unissant au facteur A, pour former le facteur fixé de la rhizogénèse, nécessaire à la différenciation des cellules en voie de mitose, à partir d'un traumatisme quelconque.

Ce facteur B étant épuisé, il y a arrêt dans l'apparition de nouvelles racines. Mais, au fur et à mesure que les racines néoformées deviennent fonctionnelles, le métabolisme général de la plante se rétablit peu à peu. Le facteur B se reconstitue et c'est pourquoi de nouvelles cellules péricycliques peuvent faire des racines supplémentaires.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Institut de Botanique
*Laboratoire de Physiologie végétale*
*Centre d'étude des Hormones végétales.*

## BIBLIOGRAPHIE

1. Lee (van der) H. A. A. : On the influence of leaves and buds on regeneration processes in woody cuttings (*Fifth. Intern. Cong. Cambridge*, p. 274, 1930).
2. Chauveaud : L'appareil conducteur des plantes vasculaires (*Ann. Sc. Nat.*, 9e série, 1911).
3. Chauveaud : La constitution des plantes vasculaires révélée par leur ontogénie (Paris, Payot, 1921).
4. Gravis : Connections anatomiques de la tige et de la racine (*Bull. Acad. Roy. Belg.*, Cl. Sc. n° 4, 1919).
5. Gravis : Théorie des traces foliaires (*Mém. Acad. Roy. Belg.*, Cl. Sc., in-8°, 2e s., t. XII, 1934).

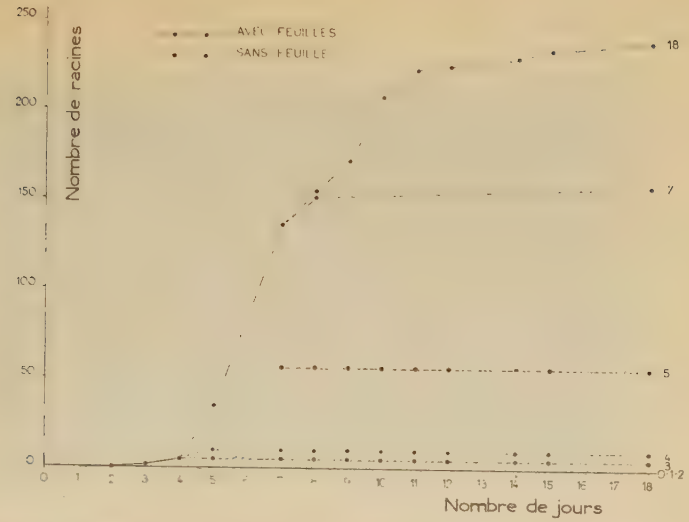



Diagramme 1. Evolution du nombre des racines dans les différentes séries au cours de l'expérience.

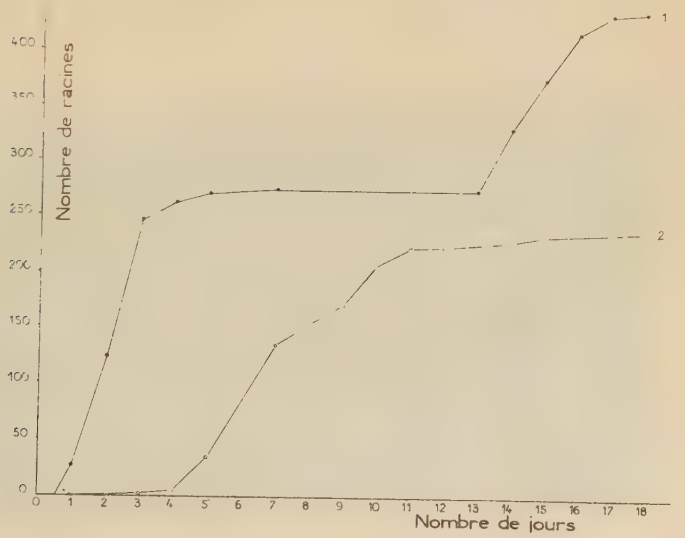
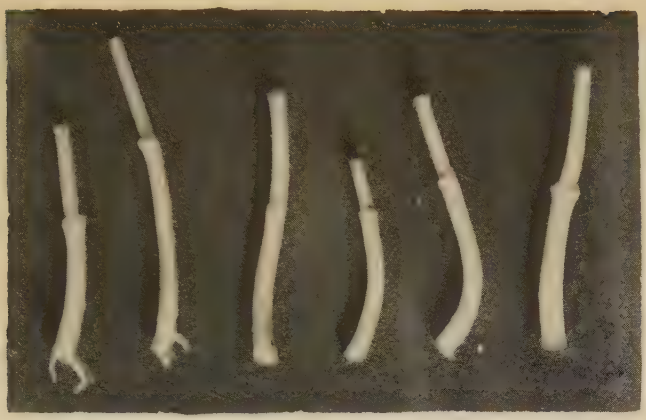
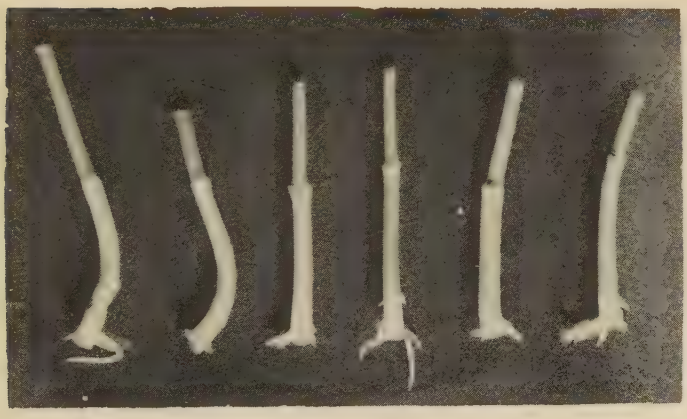



Diagramme 2. Courbe 1 : Nombre de toutes les racines néoformées au cours de l'expérience.

Courbe 2 : Nombre des racines néoformées apparues à l'extérieur des tissus au cours de l'expérience.

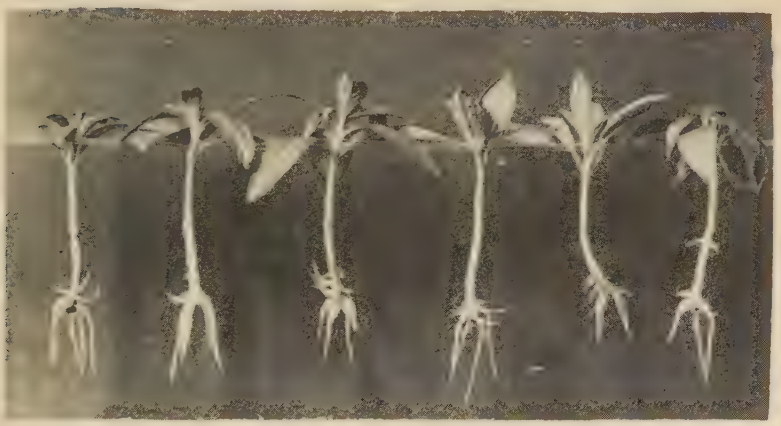


1. Boutures ayant gardé leurs feuilles 4 x 24 heures, photographiées le 14me jour du bouturage.

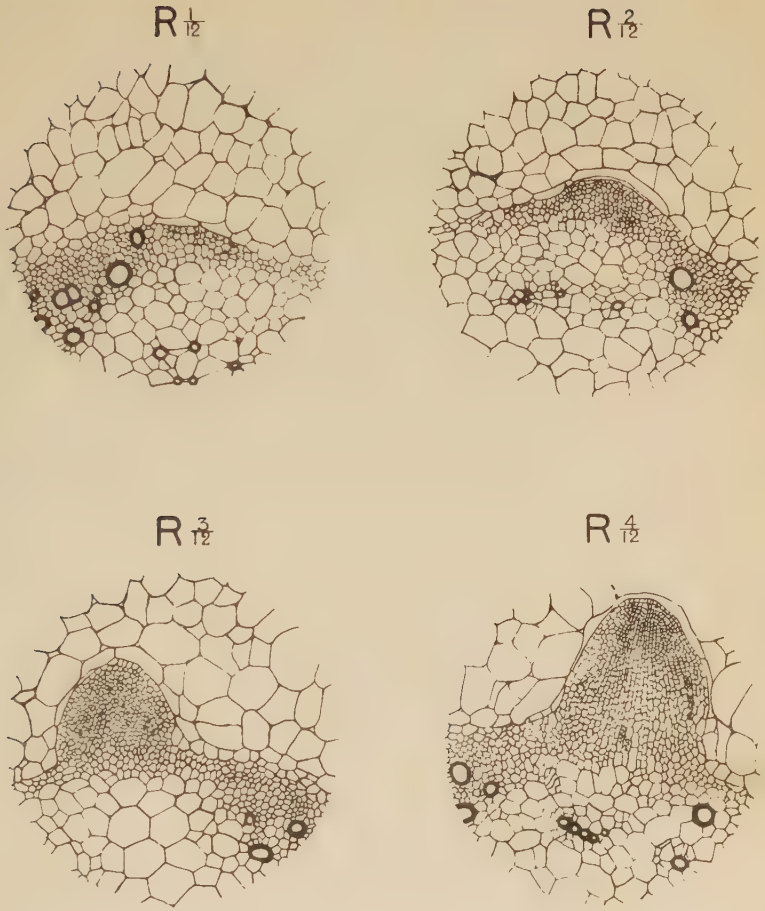


2. Boutures ayant gardé leurs feuilles 5 x 24 heures, photographiées le 14me jour du bouturage.

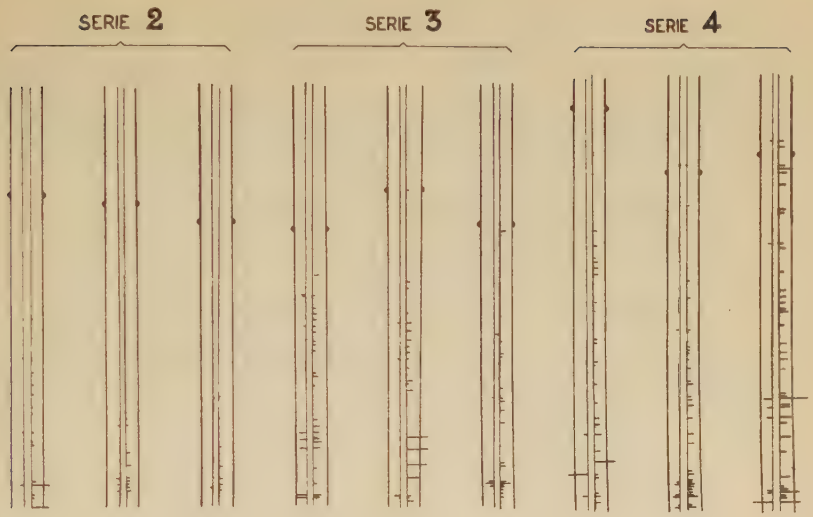
1. Boutures ayant gardé leurs feuilles 7 x 24 heures, photographiées le 14me jour du bouturage.

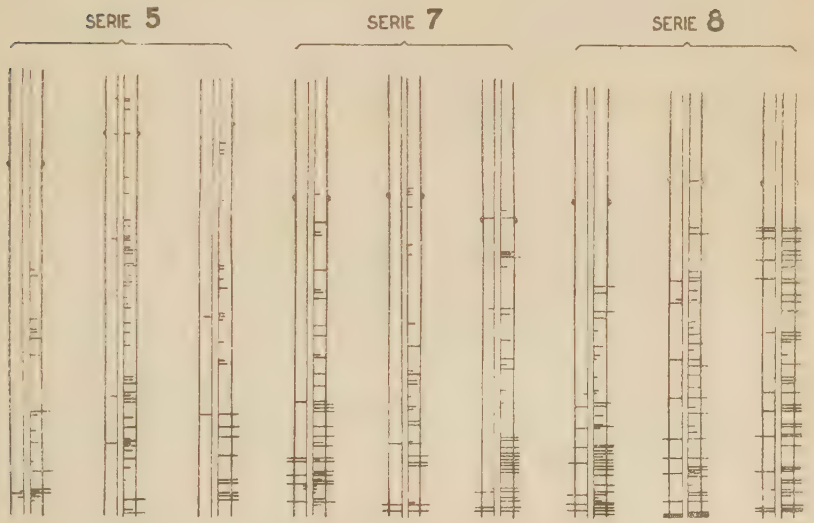


2. Boutures ayant gardé tout le temps leurs feuilles, photographiées le 14me jour du bouturage.




Quelques stades de développement des primordia radiculaires dans les hypocotyles de *Impatiens Balsamina* L.




1. Etat (schématisé) de développement des racines néoformées dans des boutures ayant conservé leurs feuilles 2 x, 3 x et 4 x 24 heures.

2. Etat (schématisé) de développement des racines néoformées dans des boutures ayant conservé leurs feuilles 5 et 7 x 24 heures et 18 x 24 heures (série 8).

*Extrait de*

LEJEUNIA

Revue de Botanique

**Tome 11, 1947** **Fascicule 2**

# LES RADICAUX DIPHÉNOLIQUES EN TANT QUE CONSTITUANTS D'HORMONES RÉGLANT LA NÉOFORMATION DES RACINES

## chez le Fraisier des quatre-saisons [1].

*(Fragaria vesca* L. var. *semperflorens* DUCH.) [2].

par

**Cyrille SIRONVAL** Lic. Sc.

L'étude du développement du « Fraisier des quatre-saisons à fruit rouge » ([3]) nous a permis de faire récemment quelques observations relatives au problème de la rhizogenèse. Nous avons réalisé diverses expériences dont les résultats d'ordre qualitatif paraissent encourageants.

### 1° Premiers stades de développement du Fraisier des quatre-saisons.

La germination des graines de Fraisier dont nous disposons est très régulière. Elle se produit en serre, à une température moyenne de 16°, en 6 à 7 jours — 100 % des graines germent. On observe d'abord la croissance de la radicule, puis celle de l'hypocotyle, puis celle des cotylédons qui s'étalent vers le troisième jour. A ce moment, la gemmule est à peine visible à l'œil nu.

La croissance de la tige est lente. Vers le dixième jour, on voit apparaître la première feuille ; elle s'étale au douzième jour. Une deuxième feuille grandit ensuite entre les stipules de la première, puis une troisième entre les stipules de la deuxième et ainsi de suite. Dans la période qui va du vingt-cin-

---

([1]) Présenté à la séance du 1er décembre 1947 de la Société Botanique de Liège (Section de Physiologie végétale).

([2]) Ce nom est donné conformément à la nomenclature de DUCHESNE et sous réserve d'une révision générale de la génétique et de la systématique des Fraisiers.

([3]) Les graines proviennent de la maison Gonthier, de Huy (Belg.).

quième au trentième jour, la troisième feuille s'est généralement étalée (1). Les entrenœuds restent courts et les feuilles forment une rosette.

Trois à quatre jours après l'étalement de la troisième feuille, on constate qu'il se forme toujours une racine au nœud cotylédonaire. Cette racine, diamétralement opposée à la première feuille, se situe, comme elle, dans un plan perpendiculaire à l'axe des deux cotylédons. Elle croît rapidement dans l'air. En même temps, l'hypocotyle s'incline vers le sol et la plantule se « repique » au nœud cotylédonaire. Ce processus écologique se présente dans toutes les jeunes plantes examinées (Pl. 12, fig. 1 et 2).

L'apparition de la racine adventive au nœud cotylédonaire est toujours précédée par un rougissement intense de cette région. Ce rougissement apparaît avec la troisième feuille et s'intensifie dans la suite.

On peut se demander s'il n'y a pas un rapport de cause à effet, entre le rougissement du nœud cotylédonaire et l'apparition subséquente d'une racine à cet endroit.

## 2. Localisation et nature du pigment rouge.

Le rougissement affecte la base des pétioles de la troisième feuille au moment où celle-ci s'étale à la lumière. Il gagne ensuite la base du pétiole de la deuxième et de la première feuille, la base des pétioles cotylédonaires ainsi que toute la région du nœud cotylédonaire.

Les stipules en particulier sont intensément colorées en rouge. L'examen microscopique sur le vivant montre que la substance rouge est localisée dans certaines cellules épidermiques qu'elle colore uniformément. L'épiderme a l'aspect d'une mosaïque avec dominance de cellules rouges.

L'étude d'un grand nombre de stipules ne permet pas de dégager une loi rendant compte de la distribution de cette mosaïque.

Toutefois, les cellules épidermiques immédiatement situées à la base des nombreux poils glandulaires qui bordent les stipules présentent généralement une coloration rouge. Ces poils eux-mêmes sont toujours incolores.

Si on plonge une feuille vivante dans l'eau distillée ou l'alcool à 94°, les stipules se décolorent. Le pigment est donc soluble dans l'eau et l'alcool. On peut empêcher la décoloration en fixant au préalable au Bouin pendant 48 heures ou même 24 heures.

---

(1) Les feuilles 1 et 2 ne sont jamais trifoliées, mais simplement lobées. La feuille 3 peut être trifoliée, mais souvent elle présente le même type que les feuilles 1 et 2.

L'observation microscopique montre qu'après ce traitement la substance rouge s'est accumulée en petits glomérules dans le protoplasme, qui prend un aspect granuleux caractéristique. La coloration est légèrement plus sombre que sur le vivant ; il devient impossible de l'extraire des cellules ; la permanence de sa localisation cellulaire est assurée. Le séjour ultérieur des spécimens dans des solutions aqueuses de différents réactifs ne la modifie pas.

On sait que diverses molécules sont responsables chez les plantes de colorations rosées ou rouges. Elles appartiennent le plus souvent soit au groupe des caroténoïdes, soit au groupe des pigments anthocyaniques ou oxyflavoniques.

Les pigments caroténoïdes se présentent toujours soit sous forme de petits cristaux dans les chromoplastes, soit en solution dans des inclusions huileuses. Ce n'est pas le cas du pigment qui nous occupe. Examinées sur le vivant, les cellules rouges ne contiennent pas de cristaux ou d'inclusion huileuse. Le pigment est d'ailleurs soluble dans l'eau, alors que les caroténoïdes ne le sont pas. De plus, les réactions des caroténoïdes se montrent toutes négatives : action de $H_2SO_4$ conc., iode iodurée, bichromate de K à 1 %.

Le bichromate de K à 1 % décolore les caroténoïdes par oxydation. Le pigment que nous étudions, au contraire, développe en quelques minutes, en présence de bichromate, une coloration franchement brune.

Le virement au brun en présence de bichromate de K est connu depuis longtemps (Henle, 1863). C'est la réaction dite « chromaffine » caractéristique de la médullaire surrénale. Comme l'a montré Verne (1923), cette réaction est en réalité obtenue non seulement avec l'adrénaline, mais aussi avec les polyphénols, des aminophénols, des polyamines en position ortho ou para. Elle est due (Gérard, Cordier et Lison, 1930) à l'oxydation ménagée de ces substances et à leur transformation en quinone. On peut l'obtenir non seulement avec le bichromate de K, mais aussi avec une solution d'un autre oxydant, l'iodate de K, par exemple.

Nous constatons que, sur notre matériel, une solution à 1 % d'iodate de K donne exactement la même réaction que la solution de bichromate. La coloration est brune, légèrement plus foncée qu'avec le bichromate.

D'après Lison, qui a étudié spécialement cette question, la réaction « chromaffine » est tout à fait spécifique des di- ou polyphénols ou aminophénols ou polyamines en position ortho ou para.

On possède, d'autre part, dans le cas des diphénols, des réactions caractéristiques des orthodiphénols.

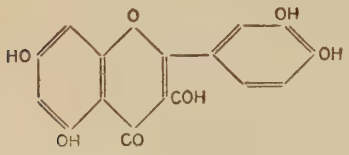
Une de ces réactions est la coloration verte que ces substances donnent en présence d'une solution de perchlorure de Fer diluée.

Cette réaction est positive dans le cas qui nous occupe. On obtient en

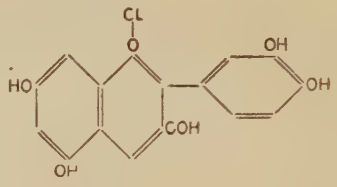
effet, dans les cellules colorées en rouge sur le vivant, une coloration verte très intense, tendant vers le noir (Pl. 13, fig. 1 et 2).

On peut donc affirmer que les cellules rouges contiennent des produits phénoliques et plus spécialement des substances à radicaux orthodiphénols.

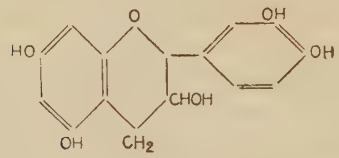
Les radicaux orthodiphénols sont très répandus chez les végétaux comme constituants de base des tannins. Les tannins pyrocathéchiques sont des polymères du Cathéchol et de ses isomères (Freudenberg).




Quercetol.

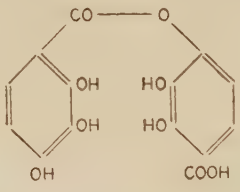



Cyanidol.




Catéchol.

Les tannins pyrogalliques contiennent également des noyaux diphénoliques ortho. Il en est ainsi par exemple de l'acide digallique.




Acide digallique.

Les réactions que nous observons ne suffisent pas à décider si nous nous trouvons en présence de tannins pyrocathéchiques ou pyrogalliques.

Il est possible que ces deux catégories de substances coexistent dans les cellules qui réagissent positivement. Par elles-mêmes ces substances sont incolores. Mais certains dérivés obtenus par oxydation ou par déshydratation des tannins pyrocathéchiques sont rouges. Ils constituent une catégorie de composés mal connus mais très répandus chez les plantes : les phlobaphènes (Freudenberg).

La coloration rouge dans la région du nœud cotylédonaire et à la base du pétiole de la troisième feuille du Fraisier serait due à la présence de tannins pyrocathéchiques partiellement transformés en phlobaphènes colorés (1).

## 3. Localisation des radicaux orthodiphénols dans une plantule de trois feuilles.

Lorsqu'elles ne sont pas colorées, les cellules de l'épiderme des stipules ne donnent pas les réactions des radicaux orthodiphénols ; seules les cellules rouges donnent ces réactions (Pl. 13, fig. 1). Cette règle est en défaut dans le cas des poils glandulaires qui ornent les bords des stipules, l'épiderme du pétiole et du limbe des jeunes feuilles. La cellule terminale de ces poils n'est pas colorée et pourtant elle donne toujours une réaction très intense, aussi bien avec le bichromate qu'avec l'iodate ou le perchlorure de Fer (Pl. 13, fig. 2). Cette cellule surmonte un petit pédoncule constitué de deux ou trois cellules. Les deux cellules basales de ce pédoncule, bien qu'incolores, réagissent généralement.

Sur la jeune plantule qui vient d'étaler ses cotylédons, les poils glandulaires, au nombre de cinq à six, sont juste situés sous l'ébauche de la première feuille au nœud cotylédonaire. La première feuille en porte 16 (moyenne sur 10 feuilles examinées) ; la seconde 56 ; leur nombre s'élève à 110 (moyenne) sur la troisième feuille. Ces poils persistent une dizaine de jours après l'étalement de la jeune feuille. Leur cellule terminale glanduleuse donne toujours les réactions des radicaux orthodiphénols.

D'autres tissus que l'épiderme réagissent également ; en particulier, à la base des pétioles, la région vasculaire (incolore sur le vivant).

L'intensité de cette réaction vasculaire diminue à mesure qu'on monte dans les pétioles, jusqu'à devenir nulle. A l'entrée du limbe, là où les nervures pénètrent dans le pétiole, on retrouve une réaction notable des faisceaux.

Dans une plantule entière de 3 feuilles, la zone la plus réactionnelle correspond exactement à la région qui rougit : base des pétioles, stipules, nœud cotylédonaire.

Les plantules de deux feuilles et surtout les plantules d'une feuille présentent à cet endroit une réactivité beaucoup plus faible. Les colorations obtenues sont nettement plus pâles.

---

(1) D'après Hass et Hill, les phlobaphènes sont pratiquement insolubles dans l'eau sauf si elle contient de l'acide tannique. Ils sont solubles dans l'alcool et dans les solutions alcalines.

Il faut admettre que des composés contenant des radicaux orthodiphénols s'accumulent au nœud cotylédonaire et à la base des pétioles, après que la troisième feuille s'est étalée à la lumière.

Ce fait peut être mis en relation avec la présence d'un grand nombre de poils glandulaires sur les stipules, le pétiole et le limbe de cette feuille. Ces poils jouent peut-être un rôle dans l'accumulation des substances à radicaux orthodiphénols au nœud cotylédonaire en tant que centres de synthèse.

## 4. Rôle des substances à radicaux orthodiphénols.

Y a-t-il un rapport entre la présence de radicaux orthodiphénols au nœud cotylédonaire et la formation d'une racine à cet endroit, ou la coïncidence est-elle fortuite ?

Une méthode simple de résoudre cette question consiste à provoquer des néoformations radiculaires en divers endroits. Si l'étude histochimique y révèle la présence constante de radicaux orthodiphénols, on doit conclure à l'existence d'un rapport entre les substances porteuses de ces radicaux et la rhizogenèse.

Différentes expériences ont été réalisées. Nous en exposons deux :

### 1re Expérience: NÉOFORMATION RADICULAIRE SUR DES PLANTULES ENTIÈRES CHEZ LE FRAISIER DES QUATRE-SAISONS.

Normalement, des ramifications se forment sur la racine principale d'une plante entière lorsque la première feuille apparaît.

Les points de néoformation sont visibles au sein des tissus de la racine principale, dès les premiers stades de la constitution du nouveau méristème en utilisant la réaction à l'iodate.

Dès les premières divisions cellulaires, et peut-être avant, la région de néoformation donne une réaction nette.

Les plantules ayant une seule feuille, cultivées sur terreau, portent toujours des racines secondaires sur la racine principale. Mais les plantules du même âge, cultivées sur papier filtre, en sont parfois dépourvues, notamment lorsque le papier filtre se dessèche. Dans ce cas, on observe souvent un rougissement à la base de l'hypocotyle. Les réactions des diphénols y deviennent positives ; parfois même, des racines y apparaissent (Tableau I).

TABLEAU I.

| | No d'ordre | Réaction des orthodiphénols | | | | | Nombre de rac. le long de la rac. principale | Nombre de rac. à la base de l'hypocotyle | Cultivé sur |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| | | Cotyl. | Gemmule | Feuille | Haut de l'Hyp. | Bas de l'Hyp. | | | |
| **1ère série** | 1 | — | + | — | — | — | 8 | 0 | terreau |
| Racines principales munies de racines secondaires. | 2 | — | + | — | — | — | 1 | 0 | papier filtre |
| | 3 | — | + | — | — | — | 4 | 0 | terreau |
| | 4 | — | + | + | — | — | 4 | 0 | papier filtre |
| | 5 | — | + | — | — | — | 5 | 0 | terreau |
| | 6 | — | + | — | — | — | 1 | 0 | papier filtre |
| | 7 | — | + | — | — | — | 7 | 0 | terreau |
| | 8 | — | + | — | — | — | 7 | 0 | terreau |
| | 9 | — | + | — | — | — | 6 | 0 | terreau |
| **2ème série** | 10 | — | + | — | — | + | 0 | 1 | papier filtre |
| Racines principales démunies de racines secondaires. | 11 | — | + | — | — | + | 0 | 0 | papier filtre |
| | 12 | — | + | + | — | — | 0 | 0 | papier filtre |
| | 13 | — | + | — | — | + | 0 | 5 | papier filtre |
| | 14 | — | + | — | — | — | 0 | 0 | papier filtre |
| | 15 | — | + | — | — | + | 0 | 2 | papier filtre |
| | 16 | — | + | — | — | + | 0 | 0 | papier filtre |

Lorsqu'il n'y a pas de radicaux orthodiphénols décelables à la base de l'hypocotyle, on ne constate pas de rhizogenèse à cet endroit (Tableau I, 1re série et cas 12 et 14 de la 2me série). Par contre, dans les cas 10, 13 et 15 de la 2me série on observe l'apparition de racines à la base de l'hypocotyle ; les réactions des radicaux orthodiphénols y sont positives.

Ces radicaux se comportent donc comme caractéristiques de substances dont la présence coïncide avec la néoformation d'une racine.

Les cas 11 et 16 font seuls exception. On décèle des radicaux orthodiphénols sans néoformation radiculaire.

Mais il n'y a pas d'exemple de néoformation sans présence simultanée de substances à radicaux orthodiphénols.

## 2me Expérience: NÉOFORMATION SUR DES BOUTURES DE PLANTULES.

Les plantules dont nous disposons se bouturent très facilement pendant la croissance de la première feuille. On coupe la racine principale et la base de l'hypocotyle. On dispose les plantules dans des tubes spéciaux de façon qu'elles baignent de quelques millimètres dans l'eau ordinaire. Au quatrième jour, à une température de 16° à peu près constante, une ébauche de racine est déjà visible à la loupe à l'intérieur des tissus.

Cette ébauche est toujours située à une distance de la coupure comprise entre 1,5 et 3 mm. (Tableau II et Pl. 14, fig. 1).

TABLEAU II

*Distance de la coupure à la première racine (en 1/10 mm.)*

| No d'ordre | Distance |
|---|---|
| 1 | 16 |
| 2 | 18 |
| 3 | 16 |
| 4 | 30 |
| 5 | 16 |
| 6 | 25 |
| 7 | 16 |
| 8 | 22 |
| 9 | 30 |
| 10 | 18 |
| **Distance moyenne** | 20,7 |

La première racine néoformée ne se forme j a m a i s entre la coupure et le niveau 1,5 mm., de même qu'au delà du niveau 3 mm. Ces chiffres restent constants quel que soit l'endroit de l'hypocotyle où on a coupé. C'est donc l'endroit de la coupure qui détermine la localisation de la première néoformation radiculaire dans l'hypocotyle. La structure de ce dernier ne paraît pas intervenir.

Les réactions au bichromate et à l'iodate de K donnent dans l'hypocotyle, dès le deuxième jour après l'opération de bouturage, une réaction notable à la base de la bouture. Cette réaction est localisée dans les faisceaux sur une longueur constante mesurée à partir de la coupure (Pl. 14, fig. 2 a).

La longueur de la « colonne » vasculaire réagissante est en moyenne de 2,2 mm. au deuxième jour (voir Tableau III).

Au troisième jour, elle augmente de quelques 1/10 de mm., tandis que l'intensité de la réaction de la colonne vasculaire s'accentue fortement au niveau du deuxième millimètre (Pl. 14, fig. 2 b). On constate e n m ê m e t e m p s qu'il se produit à cet endroit une multiplication cellulaire abondante.

Au quatrième jour, la longueur de la colonne vasculaire diminue légèrement tandis que l'intensité de la réaction atteint son maximum dans la zone du deuxième millimètre (Pl. 14, fig. 2 c). On distingue maintenant à la loupe sur les plantes vivantes un bourrelet à cet endroit à l'intérieur des tissus. En dessous de cette zone l'intensité de la réaction au bichromate diminue.

Au cinquième jour, le méristème de la racine est constitué (Pl. 14, fig. 2 d).

TABLEAU III

| Jour après la coupure | Hauteur de la colonne phénolique | Distance entre le méristème néoformé et la coupure |
|---|---|---|
| | Moyennes sur 10 plantes, en 1/10 de mm. | |
| 1 | — | — |
| 2 | 22 | — |
| 3 | 30 | 20 |
| 4 | 27 | 21 |
| 5 | 20 | 19 |

Dans les boutures de plantules de fraisiers, la néoformation de la première racine adventive semble réglée par la distribution des radicaux orthodiphénols dans la base de l'hypocotyle.

On constate la présence de ces substances avant que se manifestent les premières divisions cellulaires.

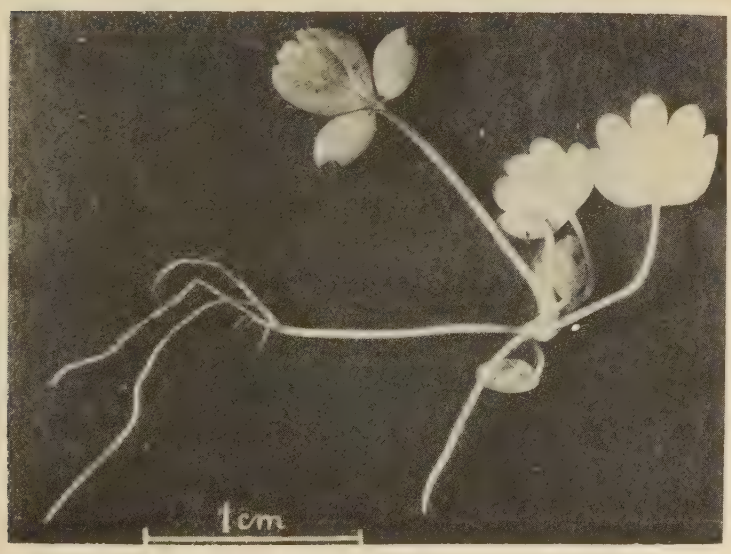
Les radicaux orthodiphénols paraissent agir comme des hormones responsables du déclenchement de la rhizogenèse à un endroit qui dépend de leur accumulation dans l'hypocotyle jusqu'à un certain niveau à partir de la coupure.

UNIVERSITÉ DE LIÈGE
Institut de Botanique
*Laboratoire de Physiologie végétale*
*Centre d'étude des Hormones végétales.*

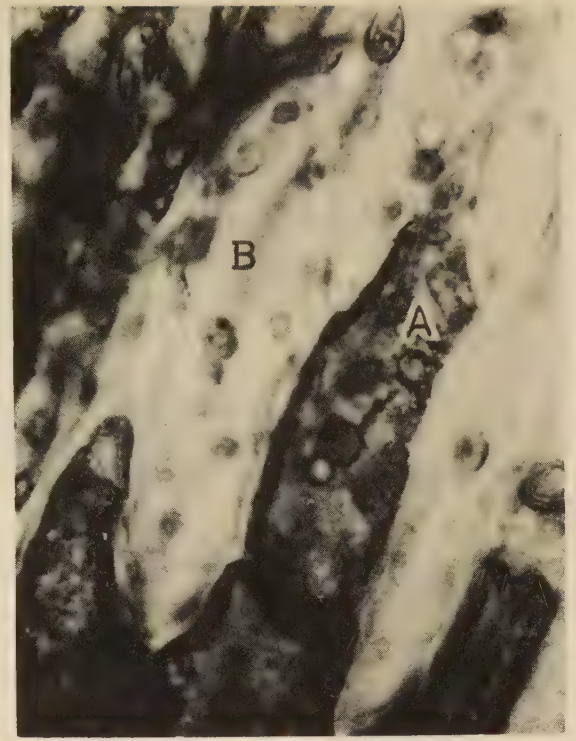
## LITTERATURE

1. — Henle. — *Z. Rat. Méd.* ; 1863.
2. — Verne. — *Soc. Chim. Biol.*, 5, p. 227 ; 1923.
3. — Gérard, Cordier et Lison. — *Bull. Hist.*, 7 ; 1930.
4. — Gérard, Cordier et Lison. — *Biol.*, *105*, p. 876 ; 1930.
5. — Lison. — Histochimie Animale, Gauthier-Villars, Paris ; 1936.
6. — Freudenberg. — *Abderhalden's Handb. Biol. Arbeid.*, *I*, p. 10 ; 1921.
7. — Hass et Hill. — An Introduction to the Chemistry of Plant Products, 1928.
8. — Destexhe. — *Lejeunia*, Mémoire 5 ; 1944.

1. **Quelques stades de développement du Fraisier des quatre saisons à fruits rouges, de la graine à la plantule de 3 feuilles.**



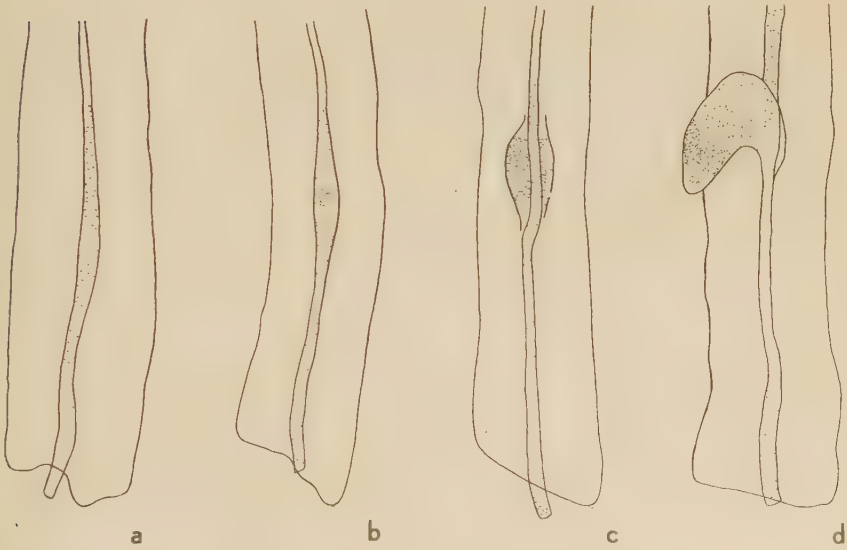

2. Jeune plantule de 3 feuilles. Au nœud cotylédonaire : horizontalement, l'hypocotyle qui s'est courbé ; vers le bas, la racine du nœud cotylédonaire en train de croître.




1. Cellules de l'épiderme de la stipule après la réaction au perchlorure de Fer. En noir (A), les cellule " rouges " sont devenues vert-noir. En blanc (B), les cellules " non rouges " n'ont pas réagi.

2. Poil glandulaire du bord de la stipule après réaction au perchlorure de Fer. La cellule terminale normalement claire est devenue vert-noir (A). En (B), cellule " rouge " ayant réagi. En (C), cellule " non rouge " : pas de réaction

1. 9 jeunes plantules dont on a enlevé la racine principale et la base de l'hypocotyle (Exp. 2). Après 3 jours, on effectue la réaction à l'iodate de K. En (A) l'ébauche de la racine en néoformation a bruni et est nettement visible. Sous l'ébauche, la colonne vasculaire brune. Au dessus de l'ébauche, les faisceaux sont beaucoup moins sombre : pas de réaction.




2. Etapes successives de la formation de la première racine néoformée sur une jeune plantule dont on a coupé la base de l'hypocotyle et la racine principale (Exp. 2). Explications dans le texte. a : deuxième jour ; b : troisième jour ; c : quatrième jour d : cinquième jour.

Centre de Recherches des Hormones Végétales
Institut de Botanique de l'Université de Liège

# Action de quelques Substances de Croissance ou Hormones Végétales sur la Fructification des Tomates

par

R. BOUILLENNE, M. BOUILLENNE-WALRAND,
R. NOEL et C. SIRONVAL

Extrait du BULLETIN HORTICOLE, Liège
Vol. II, n° 10, pp. 291-299, 1947

## AVANT-PROPOS.

*LE 31 juillet 1947, la Députation Permanente de la Province de Liège, conduite par Monsieur le Gouverneur Joseph LECLERCQ, a bien voulu honorer d'une visite officielle le Centre de Recherches des Hormones végétales, installé à l'Institut de Botanique de l'Université de Liège. Ce Centre constitue la 8e Section du Centre National de Phytopharmacie qui le siège est installé à Bruxelles sous la présidence de M. ESTIENNE, avec comme Vice-Président, M. BOUILLENNE et comme Secrétaire Général, M. TILEMANS. Il travaille en collaboration avec l'Institut Agronomique de Gembloux et le Rijkslandbouwhoogeschool de Gand ; les recherches sont effectuées par des élèves et anciens élèves de l'Institut de Botanique de Liège.*

*De nombreux établissements horticoles, des industries diverses, des particuliers ont offert leur participation soit financièrement, soit par l'appoint de matériel ou par le prêt de terrains d'expériences.*

*Une demande de subside a été introduite à l'I. R. S. I. A. (Institut pour l'Encouragement des Recherches Scientifiques dans l'Industrie et l'Agriculture).*

*Le programme des travaux établi pour une période de deux années comporte l'étude de trois questions :*

1) *Bouturage ;*
2) *Sexualité — Contrôle de la production de fleurs et de fruits ;*
3) *Herbicides sélectifs.*

## INTRODUCTION.

L'excellente revue bibliographique de la question des hormones végétales, publiée dans les numéros précédents du *Bulletin Horticole* nous dispense d'exposer longuement l'intérêt scientifique et pratique que présentent les travaux sur les hormones végétales et leurs substituants synthétiques que nous appellerions volontiers *hormones d'application.*

Ces « hormones d'application » sont aujourd'hui très nombreuses et la liste s'allonge continuellement.

Récemment, R. RETOWSKY [1] a synthétisé le « thiophane 2-5 diacide », substance de croissance dérivée du B-biotine et dont l'activité physiologique est, paraît-il, égale à plusieurs fois celle de la première substance de croissance synthétisée : l'acide β-indol-acétique.

L'extraordinaire essor qu'ont pris les travaux sur les hormones végétales date de vingt ans environ, mais leur existence avait été entrevue par une géniale intuition déjà bien auparavant.

C'est en 1882 en effet, que SACHS avait formulé la théorie des substances organogènes que l'on appelle aujourd'hui les hormones ou porteurs de corrélations.

« Les différences morphologiques entre les organes des plantes sont dues à des différences correspondantes dans leur composition matérielle, différences qui doivent déjà être présentes au moment de leur initiation même si, à ce stade, les réactions chimiques ou autres méthodes grossières ne montrent aucune différence. Dans la plante, différentes *Bildungstoffe* sont engendrées en quantités limitées, matières qui sont spécifiquement destinées à donner naissance à des organes de formes déterminées. »

L'autorité tyrannique des grands morphologistes allemands (GOEBEL, etc.) effaça la théorie des substances formatrices de SACHS. Aujourd'hui, la biochimie cherche à caractériser le corps ou les radicaux fonctionnels sur lesquels, dans le métabolisme cellulaire, repose la fonction spécifique d'organisation aussi bien chez les animaux que chez les végétaux.

Les travaux actuels n'accordent plus guère crédit à l'idée autrefois classique selon laquelle

[1] R. RETOWSKY. VIe Congrès International de Cytologie. Stockholm, 10-17 juillet 1947.

la morphogénèse reposait exclusivement sur le métabolisme général, autrement dit su nutrition.

*
**

Beaucoup de laboratoires de Biologie végétale cherchent à isoler les facteurs internes contrôlent le jeu des différenciations cellulaires : rhizocaline (facteur d'organisation radicula caulocaline (facteur d'organisation des tiges et bourgeons), hormones sexuelles qui contrôle floraison, etc...

Leur identification sera le point de départ d'un nouvel essor de la biologie végét comme la découverte et l'identification des auxines et hétéroauxines a ouvert de nouvelles v aussi bien à la recherche théorique qu'aux applications pratiques qui en dérivent.

*
**

Les hormones d'application, tout comme les hormones naturelles, lorsqu'elles sont utilisé certaines concentrations, produisent sur les végétaux des actions remarquables que l'on p ranger en deux groupes :

les actions activantes ;
les actions inhibitrices et toxiques.

Dans les premières, nous citerons comme très importantes au point de vue pratique :
l'enracinement des boutures ;
la cicatrisation des blessures ;
l'accélération dans la reprise des greffes ;
la production des fruits parthénocarpiques, c'est-à-dire sans graines et sans féconda véritable ;
la formation de fleurs sur des rameaux qui, dans les conditions normales, n'en font p
l'obtention de la persistance des pédoncules, ce qui retarde la chute des fruits ;
la tubérisation.

Dans les secondes, citons :
l'action inhibitrice sur le réveil de la végétation des tubercules, des bulbes, des bourge des graines ;
la destruction sélective de certaines plantes comme les Liseron, Plantain et autres esp appelées mauvaises herbes dans les cultures et dont l'enlèvement par les méthodes ditionnelles exige tant de soins et de temps.

On pourrait encore mentionner d'autres phénomènes moins étonnants qui sont cepend susceptibles d'améliorer le rendement des cultures, comme la prévention du versage des Céré et du Lin en provoquant la formation de tiges plus grosses et plus résistantes.

Mais il ne faut pas oublier que ces corps organiques sont extrêmement réactionnels et les concentrations doivent être très soigneusement étudiées. On ne manipule pas les substa de croissance comme de la chaux ou du nitrate de potasse. Il faut donc avant d'en risquer l'ap cation que des techniques précises aient été mises au point qui éliminent les causes d'échecs.

Celles-ci sont en effet nombreuses : elles résultent de la nature chimique des substances. leur état de pureté, de conservation (ces corps s'altèrent rapidement en solution). Elles dép dent de l'espèce de plante traitée, de son état physiologique et de son âge, du climat, des facte régionaux, du milieu où les plantes sont appelées à se développer.

L'utilisation des hormones d'application nécessite, dans chaque cas, une mise au p sérieuse, scientifiquement conduite. Il n'existe pas encore de « recette » applicable dans n'impo quel cas, comme on le pourrait croire, à la lecture de certaines réclames. Faute des précauti indispensables, le praticien pourrait être amené à des échecs qui lui feraient abandonner technique dont on est en droit d'attendre des rendements intéressants. Ces échecs ont eu lieu Belgique, comme en Amérique, par suite de l'insuffisance de la documentation accompagn certains produits mis en vente. Ainsi, des milliers de plants de *Geranium* ont péri que l'on vou bouturer... de même des Tomates, auxquelles on voulait faire produire des fruits sans pépins.

Il importe avant tout de faire remarquer :

1° que les substances de croissance sont douées d'une activité considérable, dont la limite *toxicité* est souvent très proche de celle de l'*activation* des phénomènes physiologiques ;

2° que les plantes y répondent, selon leur nature, de façon très différente et que des *conc trations* optima pour l'application à une espèce peuvent être toxiques et même léthales p une autre. C'est d'ailleurs ce qui permet l'emploi de ces substances comme herbicides sélec pour certaines espèces particulièrement sensibles ;

que le *moment d'application* des substances de croissance doit être déterminé, en vue d'une activité optimale, avec la plus grande précision ; la même concentration d'une même substance de croissance appliquée à une même espèce pouvant être, selon le moment d'application, *toxique*, active ou inopérante ;

enfin, que les substances de croissance ne sont pas indifféremment applicables ; la nature chimique de la substance à appliquer varie avec le *phénomène à activer* et avec l'espèce végétale.

C'est ici qu'intervient le rôle indispensable d'un centre de recherches tel que celui qui vient d'être établi à Liège où les résultats scientifiques obtenus à l'étranger et en Belgique seront mis au point en vue de leur application pratique.

*
**

Parmi les nombreuses manifestations de la grande activité physiologique des substances de croissance, l'induction de fruits parthénocarpiques (GUSTAFSON) à partir de fleurs non fécondées constitue un chapitre fort intéressant.

Le développement du péricarpe sous l'influence des substances de croissance amène la formation de fruits dépourvus totalement ou partiellement de graines.

Du point de vue de la pratique, il faut obtenir par ce procédé des fruits de même grosseur présentant des qualités de *saveur*, d'hydratation, de contenu en matières sèches équivalentes ou même supérieures à celles des fruits obtenus par la fécondation naturelle. Il serait profitable également de pouvoir augmenter le nombre des fruits utilisables.

Pour la fabrication des jus de fruits notamment, une technique, bien mise au point, capable de produire à des fruits juteux, sucrés et sans pépins, est d'un intérêt économique évident. Dans certaines régions, les principaux fruits intéressants à obtenir par cette méthode sont les Raisins, Fraises, Groseilles, Tomates et Melons.

*
**

Au printemps de l'année 1947, nous avons entrepris au Jardin de Botanique de l'Université de Liège, un essai de traitement des Tomates par quatre produits différents, avec le but de déterminer :

1° le produit le meilleur pour l'obtention de fruits parthénocarpiques ;

2° les modalités d'application correspondant à un optimum de rendement.

*
**

## TECHNIQUE EXPERIMENTALE.

L'expérience a porté sur 220 pieds de Tomates.

Des graines de Tomates, variété Général Joffre, sont semées en caisses en serre le 15 mars [1], repiquées en caisses trois semaines plus tard, puis en pots et enfin en pleine terre le 22 mai. Elles ont été traitées comme des plantes de culture maraîchère [1] cultivées pour obtenir la meilleure qualité de fruits ; le premier bouquet floral est enlevé de même que les bourgeons foliaires latéraux ; on effectue le paillage ; on pulvérise pendant la période de végétation avec de la nicotine et de la bouillie bordelaise.

Le traitement aux hormones a consisté à vaporiser sur les bouquets floraux quatre types de substances de croissance constituant ainsi quatre séries :

1° acide indol-butyrique, solution saturée ;

2° acide naphtoxyacétique à 100 mg 0/00 ;

3° acide 2-4 dichlorophénoxyacétique (2-4 D) à 10 mg 0/00 ;

4° un produit vendu dans le commerce que nous appellerons produit X.

Enfin, une cinquième série est conservée comme série témoin.

Chaque série comporte 44 plantes au début de l'expérience.

*
**

Entre le 16 et le 23 juin, les deuxièmes bouquets floraux, ayant apparu, sont traités. Pour les séries I, II et III, le traitement a lieu lorsqu'il y a au moins une ou deux fleurs ouvertes.

Cette façon de procéder correspond à ce que divers auteurs américains (ZIMMERMAN et HITCHCOCK, MITCHELL et WHITEHEAD), qui se sont occupés de ce problème, ont publié.

En ce qui concerne la série IV, tomates traitées par un produit commercial X, les indications

[1] Les champs d'essais ont été réalisés au Jardin Botanique de Liège par les soins de M. le Jardinier en chef LANCKER et des jardiniers de cette institution.

de la recette livrée avec le produit ont été respectées ; les voici : « pulvériser avant que les fl
ne soient ouvertes ».

Le troisième bouquet dans les différentes séries a été traité entre le 27 juin et le 3 ju
au fur et à mesure que les inflorescences comportaient une ou plusieurs fleurs ouvertes.

Cette fois, la série IV a été traitée de la même manière que les trois autres séries, sans t
compte des indications de la recette.

Enfin, le quatrième bouquet floral est à son tour traité du 12 juillet au 17 juillet
chaque série selon les indications données ci-dessus, c'est-à-dire lorsqu'une ou plusieurs fleurs s
ouvertes, sauf les plantes de la série IV, qui sont divisées en deux lots :

les 19 premières plantes de la série sont traitées avant que les inflorescences ne compor
de fleurs ouvertes ;

les dernières sont traitées comme les autres séries (une ou plusieurs fleurs ouvertes).

Les raisons de cette façon de faire apparaîtront au lecteur dans la suite.

*
**

## B) EXPOSE DES RESULTATS.

L'examen systématique des différents éléments de l'expérience nous amène à envisage
points suivants :

1° nombre de fruits par bouquet floral ;

2° grosseur moyenne des fruits ;

3° avance dans la maturité ;

4° forme des fruits ;

5° nombre de graines ;

6° saveur et composition globale des fruits ;

7° rendement en poids de la récolte ;

8° détermination de la nocivité des produits à certaines étapes dans la floraison.

Les photos se rapportent à des fruits appartenant au deuxième bouquet foliaire.

Le prélèvement des échantillons a été fait de façon rationnelle et systématique : on a
jours prélevé le premier fruit de chaque plante.

Les prises d'échantillons ont été faites successivement :

1re prise : première plante de la série ;

2e prise : deuxième plante de la série et ainsi de suite.

Les résultats de l'examen de chaque bouquet sont consignés dans les tableaux.

*
**

### I. - *Nombre de fruits par bouquet floral*

Les tableaux I et II relatent le nombre de fruits formés par série, quinze jours apr
traitement. Un certain nombre de fleurs n'ont pas donné de fruits et, dans la plupart des
elles ont avorté (deuxième colonne). Le tableau I concerne le deuxième bouquet, le table
le troisième.

Les nombres totaux des fruits obtenus dans chaque série concernent une quantité var
de plantes (30 à 44). On ne peut donc les comparer entre eux. Nous les avons fait suivr
chiffres moyens par plante.

*Pour le deuxième bouquet floral* (tableau I), le nombre moyen de fruits développés est
élevé dans la première série : huit fruits par plante. Ce résultat correspond à peu près à cel
la deuxième série et du témoin. Il y a donc dans la première et dans la deuxième série au
de fruits développés par plante que dans le témoin. Dans la troisième série, par contre, moi
fruits : 6,6 fruits en moyenne. Dans la quatrième série ce chiffre est encore plus bas :
Rappelons que nous avons traité cette série à l'aide du produit commercial X en respectar
indications de la recette qui l'accompagnait, c'est-à-dire en arrosant avant que les fleurs ne s
ouvertes.

*Pour le troisième bouquet floral* (tableau II), dans la première et la deuxième série, les r
tats sont identiques à ceux qui caractérisent le deuxième bouquet. Par contre, le témoin d
plus de fruits au troisième bouquet qu'au deuxième. La récolte de la troisième série est prat
ment identique à celles des deux premières et celle de la quatrième série se rapproche du tér

## TABLEAU I

| Résultats du 2me bouquet | | Nombre de Fruits développés | Nombre de Fleurs avortées | Nombre total de boutons floraux | Nombre de Fruits ayant plus de 2 cm de diam. |
|---|---|---|---|---|---|
| *1re série* acide indol-butyrique, solution saturée. | sur 35 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 285<br>8 (16 — 4) [1]<br>80 % | 69<br>2 (12 — 0)<br>20 % | 354<br>10 (20 — 5)<br>100 % | 144<br>4<br>40 % |
| *2me série* acide naphtoxy-acétique : 100 mgr °/₀₀. | sur 32 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 253<br>7,9 (17 — 3)<br>75 % | 88<br>2,7 (9 — 0)<br>25 % | 341<br>10,6 (24 — 3)<br>100 % | 166<br>5<br>49 % |
| *3me série* (2 — 4 D) 10 mgr °/₀₀. | sur 30 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 192<br>6,6 (14 — 2)<br>63 % | 111<br>3,7 (8 — 0)<br>37 % | 303<br>10,3 (16 — 4)<br>100 % | 178<br>6<br>58 % |
| *4me série* produit X. | sur 44 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 155<br>3,6 (12 — 0)<br>36 % | 295<br>6,4 (15 — 2)<br>64 % | 450<br>10 (19 — 3)<br>100 % | 103<br>2,3<br>22 % |
| *5me série* Témoin | sur 32 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 250<br>7,8 (14 — 3)<br>60 % | 160<br>5 (19 — 0)<br>40 % | 410<br>12,8 (31 — 5)<br>100 % | 73<br>2<br>17 % |

1. Les chiffres entre parenthèses indiquent le nombre maximum et le nombre minimum de fruits trouvés sur un seul bouquet floral de la série.

## TABLEAU II

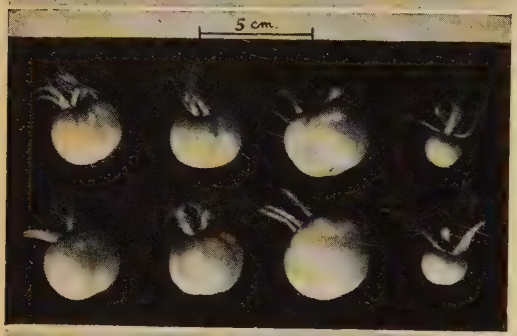
| Résultats du 3me bouquet | | Nombre de Fruits développés | Nombre de Fleurs avortées | Nombre total de Boutons floraux |
|---|---|---|---|---|
| *1re série* ac. indolbutyrique, solution saturée. | sur 42 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 338<br>8<br>84 % | 60<br>1,4<br>16 % | 398<br>9,4<br>100 % |
| *2me série* ac. naphtoxyacétique 100 mgr °/₀₀. | sur 44 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 230<br>7,5<br>65 % | 164<br>3,7<br>35 % | 494<br>11,2<br>100 % |
| *3me série* (2 — 4 D.) 10 mgr °/₀₀. | sur 42 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 333<br>7,9<br>77 % | 101<br>2,4<br>23 % | 434<br>10,3<br>100 % |
| *4me série* produit X. | sur 39 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 441<br>11,3<br>69 % | 205<br>5,2<br>31 % | 646<br>16,5<br>100 % |
| *5me série* Témoin | sur 44 plantes<br>moyenne par plante<br>pourcentage | 534<br>12,1<br>76 % | 170<br>3,8<br>24 % | 704<br>15,9<br>100 % |

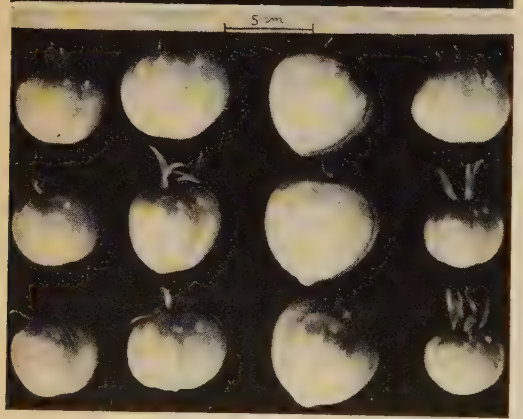
Les troisième et quatrième séries présentent ici un nombre normal de fruits par plante. Le traitement a été effectué cette fois pour la quatrième série après l'ouverture de trois fleurs au moins, sans tenir compte de la recette commerciale.

Ainsi, aussi bien pour le deuxième que pour le troisième bouquet, *l'application judicieuse des hormones n'altère pas le nombre de fruits obtenus.*

### II. - *Grosseur moyenne des fruits*

La quatrième colonne du tableau I concerne le nombre de fruits qui ont plus de 2 centimètres de diamètre au moment de l'observation.




DE HAUT EN BAS, photos 1, 2 et 3. — Sur chaque photo, de gauche à droite, Tomates de la :
*1re série :* acide indolbutyrique en solution saturée ;
*2me série :* acide naphtoxyacétique à 100 mg o/oo ;
*3me série :* acide 2-4 dichlorophénoxyacétique à 10 mg o/oo ;
*5me série :* témoin.
La photo 1 est réalisée 3 jours après le traitement ; la photo 2, 14 jours après le traitement ; la photo 3, 28 jours après le traitement.
On voit que les tomates traitées sont constamment plus grosses que les tomates témoins. (Photos R. Sauveur).

On constate que dans la troisième série, dans laquelle 63 % des boutons ont donné des fruits, la majorité de ces fruits ont plus de 2 centimètres puisqu'on compte 58 % des boutons floraux ayant donné des fruits de cette grosseur, au moins.

La première série et la deuxième série donnent également de gros fruits. Le témoin, par contre, n'en a que fort peu.

*La supériorité de la troisième seri maintient jusqu'à la maturité et nous mont plus loin qu'en poids la récolte de la trois série est nettement la meilleure.*

Le traitement par les hormones per d'obtenir des tomates *nettement plus gr que normalement*. Le meilleur produit pa ceux que nous avons utilisés est à cet égar 2-4 D (troisième série).

Les photos 1, 2, 3 concernent la cr sance des fruits traités (séries 1, 2 et 3) et fruits non traités (série 5). On voit que c bien ceux de la troisième série qui sont c tamment les plus gros.

### III. - *Avance dans la maturité*

Les fruits traités mûrissent plus tôt les autres. Dès le 31 août 1947, les fruits deuxième bouquet de la série 3 étaient en t de rougir ; ceux de la série témoin ont cc mencé huit jours plus tard. Le tableau montre que dès le 5 août on récolte déjà kilos de fruits dans la troisième série tar que la série témoin fournit 1 kg 300 de fr mûrs !

### IV. - *Forme des fruits*

Les fruits de la série 3 et parfois de série 2 sont affectés d'une très légère déf mation consistant en la constitution d'u pointe à leur extrémité distale (photo 3). 2-4 D est nettement plus actif à ce sujet c l'acide naphtoxyacétique. Nous ne croyons p pour notre part, que cette déformation s une entrave pour la vente. La forme est u question d'habitude et il ne peut être ici qu tion de *mal*formations.

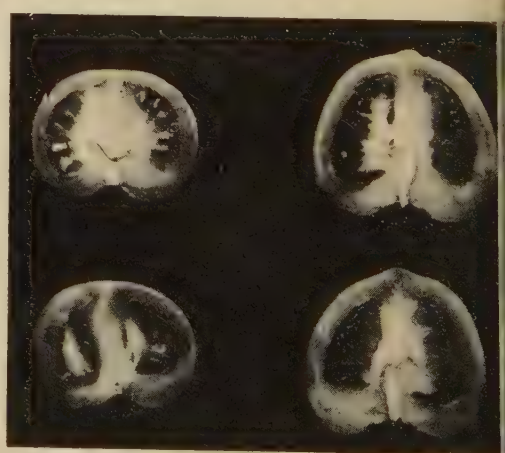


Photo 4. — A DROITE : coupe dans une tomate traitée pas de graines. — A GAUCHE : coupe dans une toma témoin ; les graines sont bien visibles. (Photo R. Sa veur).

### V. - *Nombre de graines*

Les fruits traités sont presque totalement dépourvus de graines (photo 4) ; on ne trouve de petites lames minuscules. Les témoins présentent des graines bien constituées.

### VI. - *Saveur et composition globale des fruits*

Un essai montre tout de suite que la saveur n'est pas altérée par le traitement. Pour certains entre nous, les fruits traités ont plus de goût.

Quelques mesures que nous avons effectuées nous donnent les résultats suivants :

TABLEAU III

| | Eau | Poids sec | Sucres | |
|---|---|---|---|---|
| | | | Réducteurs | Totaux |
| TÉMOIN | 94 % | 6 % | 0,60 % du poids frais | 0,60 % du poids frais |
| TRAITE | 94.3 % | 5.7 % | 0,60 % du poids frais | 0,60 % du poids frais |

### VII. - *Rendement en poids de la récolte*

Le rendement en poids de la récolte s'établit comme suit pour 40 plantes prises dans chaque cas :

TABLEAU IV

QUANTITES RECOLTEES EN KILOS

| Dates | 1re série ac. indolbutyrique | 2me série ac. naphtoxy-acétique | 3me série ac. 2—4 D. | 5me série Témoins |
|---|---|---|---|---|
| le 5-8-1947 | 3.500 | 5.000 | 12.000 | 1.300 |
| du 5-8 au 19-8-1947 | 14.900 | 22.500 | 26.500 | 19.900 |
| du 19-8 au 1-9-1947 | 26.700 | 39.300 | 39.900 | 60.100 |
| du 1-9 au 10-9-1947 | 49.600 | 45.900 | 53.000 | 32.200 |
| Total : | 94.700 * | 112.700 | 131.400 | 113.500 |

* La récolte de cette série est plus basse que celle du témoin ; la dose appliquée est, semble-t-il, trop forte.

REMARQUE. — La récolte de la série traitée au produit X n'est pas indiquée au tableau. C'est sur cette série que nous avons effectué les expériences ayant pour but de montrer qu'une mauvaise application des produits tue les fleurs. Ces expériences ont totalement faussé les résultats de la récolte puisque de nombreux bouquets ont été détruits. Nous ne pouvons tenir compte ici des chiffres obtenus.

Il est clair que le rendement des traités de la série 3 est excellent, on peut même dire exceptionnel.

### VIII. - *Détermination de la nocivité des produits à certaines étapes dans la floraison*

Il est un point sur lequel nous devons insister spécialement : on n'utilise pas les hormones d'application n'importe comment :

1° *la dose* : nous avons signalé plus haut les dilutions employées ; *elles sont extrêmement faibles* ; les dépasser, signifie : tuer les fleurs ;

2° *le moment* : il faut traiter lorsque quelques fleurs sont ouvertes, les pétales étant *au moins* entr'ouverts. Pour plus de sûreté, nous conseillons de bien les laisser s'étaler.

La nécessité de cette précaution ressort clairement de nos expériences à l'aide du produit de la série IV.

Le deuxième bouquet, mal traité, donne 36 % de fruits et 64 % de fleurs avortées ; et le troisième, traité après l'ouverture de quelques fleurs, donne des chiffres exactement inverses, 69 % de fruits et 31 % de fleurs avortées (Tableaux I et II).

Nous avons démontré la chose une fois de plus à l'aide du quatrième bouquet de la même

série dont 19 plantes ont été mal traitées et 19 bien traitées. Les résultats identiques aux p dents sont consignés dans le tableau V.

TABLEAU V

| Numéro des inflores. | Mal traité | | | Bien traité | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| | Nombre de fruits | Nombre de fleurs avortées | Nombre total de boutons floraux | Nombre de fruits | Nombre de fleurs avortées | Nombre total de boutons flora |
| 1 | 2 | 9 | | 10 | 14 | |
| 2 | 10 | 10 | | 10 | 11 | |
| 3 | 4 | 19 | | 7 | 1 | |
| 4 | 4 | 11 | | 10 | 3 | |
| 5 | 8 | 14 | | 11 | 0 + | |
| 6 | 9 | 27 | | 9 | 6 | |
| 7 | 5 | 3 | | 10 | 13 | |
| 8 | 5 | 7 | | 9 | 7 | |
| 9 | 8 | 12 | | 6 | 7 | |
| 10 | 7 | 14 | | 8 | 13 | |
| 11 | 5 | | | 8 | 5 | |
| 12 | 0 | 0 ✪ | | 12 | 8 | |
| 13 | 8 | 0 ✪ | | 14 | 0 + | |
| 14 | 3 | 6 | | 13 | 3 | |
| 15 | 7 | 14 | | 23 | 8 | |
| 16 | 0 | 0 ✪ | | 18 | 14 | |
| 17 | 4 | 0 ✪ | | 26 | 13 | |
| 18 | 6 | 0 ✪ | | 12 | 5 | |
| 19 | 12 | 6 | | 14 | 6 | |
| Total | 107 | 167 | 274 | 230 | 138 | 368 |
| Pourcentage | 39 % | 61 % | 100 % | 62 % | 38 % | 100 % |

REMARQUES : ✪ = Toutes les fleurs ont donné des fruits, mais il y en a eu fort peu ; *le bouquet floral ne s'est pas développé* (0, 8, 0, 4, 6 fleurs ont donné des fruits).

\+ = Toutes les fleurs ont donné des fruits, *le bouquet floral est normal* (11 et 14 fleurs ont donné des fruits).

Les photos 5, 6, 7 et 8 illustrent ce phénomène.

La façon de procéder que nous préconisons peut entraîner la production de un ou fruits normalement fécondés, néanmoins elle est la seule qui n'entraîne pas de désastre, c à-dire la destruction de tout le bouquet floral, destruction qui se produit généralement lor l'on traite un bouquet trop jeune (ne comportant aucune fleur ouverte) [1].

1. Dans une prochaine étude nous tenterons de déterminer s'il n'existe pas un stade de préfloraison (facile reconnaissable pour un praticien) auquel l'application des hormones peut se faire sans danger.

Bouquet traité lorsque plusieurs fleurs sont ouvertes (= bien traité). Photo 5 (A GAUCHE) : Photographié 10 jours après le traitement. Deux fruits sont visibles. — Photo 6 (A DROITE) : Même bouquet 30 jours après le traitement : quatre fruits bien développés. (Photos R. Sauveur).

Bouquet traité avant l'ouverture des fleurs (= mal traité). Photo 7 (A GAUCHE) : Photographié 10 jours après le traitement. Pas de fruits. — Photo 8 (A DROITE) : Même bouquet 30 jours après le traitement : un seul fruit s'est développé. (Photos R. Sauveur).

Si le praticien prend les précautions que nous venons d'énumérer, il n'a pas d'échec à uter. Nous conseillons également d'appliquer la substance qu'il utilise en arrosant le moins ible les feuilles qui pourraient subir des déformations. Pour cela, il suffit soit de prendre l'inescence en main de façon à avoir la grappe étalée contre la paume et d'arroser vers cette ière, soit d'utiliser un disque de carton coupé en deux moitiés que l'on glisse derrière le quet floral. Pour traiter 44 plantes, un homme travaille ainsi 15 minutes environ.

## *RESUME*


Le traitement de bouquets floraux de Tomates (variété G. Joffre) a été effectué pendant période de juin-juillet 1947, sur un lot de 220 pieds répartis en 5 séries de 44 pieds chacune tées respectivement par :

1° acide indolbutyrique, solution saturée ;
2° acide naphtoxyacétique à 100 mg 0/00 ;
3° acide 2-4 dichlorophénoxyacétique (2-4 D) à 10 mg 0/00 ;
4° un produit vendu dans le commerce : produit X ;
5° témoin.

Les quatre produits en solutions aqueuses ont été vaporisés une seule fois sur chaque bouquet hl au fur et à mesure de l'ouverture de deux à cinq fleurs par bouquet.

Les avantages du traitement des Tomates pour l'obtention de fruits parthénocarpiques sont :

1° Les fruits des bouquets traités ont un volume moyen plus considérable que les témoins ;
2° Comme le nombre de fruits par bouquet est sensiblement le même sur les traités et les oins, la récolte en poids sur plantes traitées est plus considérable que sur les témoins ;
3° Les fruits traités ont *peu* ou *pas* de graines ;
4° La saveur des fruits de plantes traitées n'est pas inférieure à celle des témoins.

Les teneurs en sucre et matières sèches sont du même ordre ; les Tomates traitées ont, contrement à ce qui a été dit parfois, la même teneur en eau que les témoins ;
5° Le traitement des bouquets floraux des Tomates par les hormones d'application avance moins quinze jours la maturation des fruits.

Le meilleur produit utilisé par nous est le 2-4 D à 10 mg 0/00.

Le traitement des inflorescences doit se faire lorsque deux ou trois fleurs du bouquet sont rtes. Un traitement trop hâtif des boutons floraux *arrête la croissance.*



Centre de Recherches des Hormones Végétales,
Institut de Botanique de l'Université de Liège.
Liège, le 12 septembre 1947.

# «lques considérations scientifiques et économiques sur le PHOTOPERIODISME

par R. BOUILLENNE et M. BOUILLENNE-WALRAND,
Institut de Botanique de l'Université de Liége.

---

*Au cours de l'année 1946, le Professeur R. Bouillenne, Directeur de l'Institut et du Jardin Botanique de l'Université de Liége, a accompli aux Etats-Unis une mission de documentation, à la demande du Fonds National de la Recherche scientifique.*

*Les résultats de ses enquêtes ont été publiés par les soins de cette institution.*

*Nous nous proposons de tirer, des informations recueillies au cours de ce long voyage, quelques faits susceptibles d'intéresser les Horticulteurs.*

BELTSVILLE. — U. S. Department of Agriculture. Agricultural Research Administration. Grâce à l'auto aimablement prêtée par Son Excellence l'Ambassadeur de Belgique, M. Silvercruys, j'ai pu joindre rapidement la Station Fédérale d'Agriculture des Etats-s située près de Washington, à Beltsville.

Elle contient le *quartier général* des Stations Expérimentales du Département d'Agriculture, ions qui, au nombre de 170 environ, sont dispersées dans les divers Etats de l'Union. En re, une vingtaine d'autres existent dans les pays d'Amérique du Sud.

La Station Centrale de Beltsville emploie à elle seule 300 diplômés universitaires et 00 employés. Elle comprend un important ensemble de laboratoires, de serres, de champs périence groupés comme un Campus d'Université. Des recherches pratiques sont réalisées s de nombreuses sections d'agriculture et d'horticulture, d'agrologie, pédologie, économie ale, techniques, zootechnie. De plus, il est remarquable de constater qu'ici la biologie des ntes est considérée comme le fondement de l'agriculture et qu'une part importante des ux et du personnel lui est consacrée. J'ai surtout fréquenté ce département de Biologie végé-. J'ai constaté que les chercheurs abordent les différents problèmes avec un esprit et des hodes de science pure ; les résultats acquis se sont montrés très profitables aux progrès de iculture.

J'ai retrouvé avec un très vif plaisir plusieurs équipes de chercheurs connues déjà avant erre. L'une d'elles, composée de M. W. PARKER, physiologiste, H. A. BORTHWICK, morpho-ste, S. B. HENDRICKS, physico-chimiste, N. Y. SCULLY, associé physiologiste, s'intéresse uis longtemps au problème du *photopériodisme.*

Rappelons que l'on appelle *photopériodisme* l'influence des durées des périodes alterna du cycle journalier, lumière-obscurité, sur la floraison et la fructification des plantes.

La *photopériode* constitue la partie éclairée du cycle d'alternance.

Actuellement [1] on classe les plantes en trois catégories :

1. Les plantes à jours courts ou courtes photopériodes sont les plantes qui fleurissent quement sous des photopériodes relativement courtes ;

2. Les plantes à jours longs ou longues photopériodes sont les plantes qui fleurissent quement sous des photopériodes relativement longues (plus de 14 heures d'éclairem par cycle) ;

3. Les plantes indifférentes qui sont peu ou pas sensibles à la photopériode et fleuris sous des périodes d'éclairement très diverses.

Parmi les facteurs externes affectant l'adaptabilité et le rendement économiques des pla dans les diverses régions du globe, la nature du sol, les exigences climatiques étaient autre particulièrement étudiées.

Jusqu'à une époque assez récente, les agriculteurs attachaient peu d'importance à la *longu du jour.*

Actuellement au contraire, à la suite des belles recherches de divers hommes de scie parmi lesquels nous citerons : Garner et Allard, 1920-1923 [2 3], Cajlathjan, 1936 [4], Ha ner et Bonner, 1938 [5], et l'équipe des chercheurs de Beltsville, on a appliqué dans le dom des grandes cultures d'importance « stratégique » : Houblon, Betterave à sucre, Canne à su Soja, fourrages divers (particulièrement *Phleum*), les données scientifiques acquises et les résul économiques en sont particulièrement remarquables.

Par exemple, les chercheurs de Beltsville ont travaillé sur diverses variétés de So notamment la variété *Biloxi* et la variété *Agate* ; la première est une variété qui ne fle qu'en courte photopériode, la seconde ne fleurit qu'en longue photopériode. (Rappelons qu variété *Biloxi* a servi à Bonner et Hamner en 1938 pour mettre en évidence les hormo de floraison.)

Les plantes de *Biloxi* sont préalablement cultivées en jours longs jusqu'au moment l'expérience, de telle manière qu'*elles ne forment pas* de bourgeons floraux. Placées dans des c ditions de *jours courts*, pendant six jours, elles initient des primordia floraux qui sont visi par dissection.

*Xhanthium saccharatum*, autre plante à jours courts, fait de même après trois jours.

De plus, il suffit aussi pour faire fleurir une plante de *Biloxi maintenue en longue péri* de lui greffer une seule feuille de variété *Agate* qui, elle, fleurit en longue photopériode... I gante démonstration que la floraison est contrôlée par un facteur venu de la feuille *Agat* transmis par la circulation à la plante de *Biloxi*.

Grâce à ces recherches sur le photopériodisme du Soja, cette dernière espèce a pu exploitée avec le maximum de bénéfice dans les différentes régions des Etats-Unis où l'o introduit les variétés appropriées.

La variété *Biloxi*, qui ne fleurit que si la photopériode est moindre que 15 heures, ne ré sit pas dans le Nord. Car elle ne peut y fleurir que tardivement lorsque les jours raccourciss Mais alors les graines n'arrivent pas à maturité avant les gelées. D'autre part, sa valeur com fourrage est médiocre. Par contre, dans les états du Sud, à partir du moment où les jours s suffisamment courts pour lui permettre de fleurir, il existe une période climatique favorabl la maturation des graines.

D'autres variétés cultivées pour le fourrage ou l'engrais sont adaptées aux climats no ques, comme aussi certaines (dont la variété *Agate*) qui font des fleurs pendant les longs jo

1. Troupin G., Growth, vol. X, n° 4, pp. 343-359, 1946.
2. Garner et Allard, Journ. Agric. Res. *18* : 353, 1920.
3. Garner et Allard, Journ. Agric. Res. *23* : 871, 1923.
4. Cajlathjan, Doklady, Ac. Sc. U. R. S. S. *3* : 442, 1936.
5. Hamner et Bonner, Bot. Gaz. *100* : 388, 1938.
6. On sait que les graines de Soja sont utilisées en énormes quantités pour en obtenir de l'huile, des plastiq des protéines alimentaires.

raison d'un hybride obtenu de : *Saccharum tanicum* du Turkestan × *Saccharum officinale*. Le premier fleurit normalement en juillet. econd en novembre. Par ajustement des photo-odes propres à chaque plante, on a pu obtenir synchronisation de la floraison. (D'après ication n° 507, Washington, U. S. A., Depart-t of Agriculture, 1942.)

des étés nordiques et donnent de nombreuses graines avant l'arrivée des gelées.

De plus en plus, on travaille aux Etats-Unis la sélection de variétés adaptées aux conditions externes des régions à exploiter.

Un autre exemple remarquable de l'utilisation pratique de recherches en Botanique pure est donné par l'étude de la Betterave à sucre.

Avant la guerre, l'Amérique était tributaire de l'Europe pour la fourniture de graines de Betteraves à sucre. Pendant la guerre, les recherches de sélection des races résistantes au « Curly top » ont rendu nécessaire la multiplication la plus rapide des stocks de graines en vue des semis.

Les recherches ayant démontré que la production de graines de Betteraves est favorisée par de longues photopériodes, *par certaines températures relativement basses*, on a sélectionné dans les Etats-Unis les localités qui présentent les conditions optimales : sur les côtes du Pacifique Nord où la température est suffisamment modérée pour permettre le « overwintering » et les photopériodes d'été *suffisamment longues* pour permettre la floraison. On sème les graines en automne, les plantes subissent pendant l'hiver les températures basses requises, fleurissent et fructifient pendant les longs jours du printemps suivant. La Betterave accomplit donc toute sa végétation, depuis le semis jusqu'à l'obtention des fruits, en une année.

Grâce à ces travaux, l'Amérique s'est entièrement libérée de sa dépendance d'avant-guerre -à-vis de l'Europe pour la production de graines en Betteraves sucrières. Depuis 1942, elle en oduit assez pour tous les besoins de la culture aux Etats-Unis.

De même, PARKER et BORTHWICK ont réussi à obtenir, par ajustement artificiel des photo-iodes, des fleurs simultanément sur la Canne à sucre cultivée (*Saccharum officinale*) qui urit normalement en novembre et une Canne à sucre-sauvage (*Saccharum spontaneum*) du rkestan, résistante au froid et qui fleurit en juillet normalement. Cette floraison synchronique ermis des hybrides parmi lesquels on recherchera ceux qui auront en même temps la richesse charine de l'une et la résistance au froid de l'autre.

## INTERRUPTION DE LA PÉRIODE OBSCURE

Les chercheurs de Beltsville ont découvert que l'initiation des fleurs dans les plantes à jours rts peut être empêchée par une courte période d'éclairement appliquée vers le milieu de la iode d'obscurité. Cet éclairement est effectif selon l'intensité lumineuse et peut être de durée courte (de 40 minutes à quelques secondes). Mettant à profit cette découverte, ils ont herché quelles sont les longueurs d'onde de la lumière visible qui sont actives et quelle est ergie minimum nécessaire dans chacune d'elles. Ils ont ainsi pu recueillir des résultats quan-tifs sur la nature fondamentale des réactions qui sont responsables du photopériodisme des ntes.

Ils ont mis au point une technique admirable. Dans une vaste chambre obscure condi-nnée, un appareillage spectrographique permet la diffraction de la lumière d'une puissante mpe à arc en longueurs d'onde dont la dispersion à 5.000 Å (p. ex.) est de 15 Å par cm. Cette dispersion, l'énergie radiante, à 5.000 Å, peut être de 3.000 ergs/cm² seconde, pour une che de 100 Å. Le spectre tout entier occupe une largeur d'environ 5 m. Les plantes expéri-ntées ainsi peuvent être placées dans les diverses régions du spectre.

L'interruption de la période obscure par un éclairement dont la longueur d'onde et la uté d'énergie sont repérables exactement permet de déterminer la quantité d'énergie mini-

mum qui empêche la floraison dans chaque longueur d'onde : (14 longueurs d'ondes ont été examinées et dans chacune d'elles 5 niveaux d'énergie). La limite de l'activité des radiations qui empêche la floraison se place vers 7.000 Å (du côté rouge du spectre). Le maximum d'action se place dans une large région s'étendant de 6.000 à 6.800 Å. Un minimum se produit dans la région de 4.800 suivi d'une augmentation dans les longueurs d'onde plus courtes. La courbe des résultats montre de remarquables similitudes (mais non une identité) avec la courbe de l'utilisation photosynthétique du $CO_2$. Cette courbe indique que les pigments chlorophylliens de la feuille seraient associés à la réaction lumineuse qui inhibe la floraison.

La lumière appliquée pendant une heure milieu de la période obscure retarde la flo son des Chrysanthèmes (image de dro (D'après Publication n° 507. Washing U. S. A., Department of Agriculture, 19

La conclusion pratique de cette découverte s'est immédiatement généralisée chez les horticulteurs et fleuristes pour hâter ou retarder à volonté la floraison de certaines variétés commerciales. Rien que pour les Chrysanthèmes, le fait de pouvoir retarder la floraison en illuminant une heure au milieu de la période obscure, au lieu de prolonger, comme on le faisait, de plusieurs heures la photopériode, a permis de réaliser de considérables économies de courant électrique. Cela fut applicable immédiatement dans le domaine pratique journalier. C'est un admirable aboutissement du travail scientifique de GARNER et ALLARD H. A. (1920), qui mettaient l'accent non plus t sur l'intensité lumineuse (ancienne conception) que sur l'influence décisive de la success rythmique des périodes obscures et lumineuses dans les phénomènes de croissance.

Bref, les *applications scientifiquement mises au point* du photopériodisme ont pour Etats-Unis une utilité aussi considérable que celle résultant d'un autre domaine de la recher scientifiques, celui des Hormones Végétales.

## ACTION DE LA TEMPÉRATURE DANS LE PHOTOPÉRIODISME

Un autre pas important a été réalisé par ces chercheurs : l'étude de l'effet des diver températures appliquées pendant le traitement de *photopériodicité courte*.

On savait déjà, comme nous venons de le voir, que si, à des plantes tenues à jours lo dans l'atmosphère d'une serre (qui prévient donc la floraison), on applique à *une feuille seu ment* un traitement de jours courts, les initiations florales se produisent.

PARKER et BORTHWICK ont appliqué à des feuilles individuelles soumises au traitement jour court, des températures *diverses*, alors que tout le restant de la plante est, comme nous l'av dit, à un régime inhibant la floraison (au point de vue de la température et des jours long Ils ont vu que la diminution de la température inhibe la floraison si elle est appliquée pend la *période sombre*.

Il est remarquable que ces observations coïncident avec celles réalisées pendant la gue par un de nos élèves (TROUPIN [1]). TROUPIN a clairement montré que l'initiation des fleurs c *Mercurialis annua* L. dépend d'une température optimale, appliquée pendant la nuit et pend au moins quatre heures.

Il résulte de toutes ces recherches, comme de celles d'autres laboratoires, notamment ce de F. WENT à Pasadena, qu'il existe une température optimale pour la floraison et que *ce température doit être appliquée pendant la nuit* (compte tenu, évidemment, des exigences matiques diurnes de chaque plante).

Cette question de la « Night temperature » favorable à la floraison aura, comme l'a soulig F. WENT, une répercussion considérable dans la pratique agricole et horticole.

C'est d'ailleurs dans cet esprit que les planteurs de Paprika (Piment, *Capsicum*) ont c

1. TROUPIN, loc. cit., note 1, page 2.

« fellowship » dont bénéficie un élève du Prof. WENT de Pasadena, R. DORLAND. Celui-ci a établir les faits suivants qui vont conditionner la culture de cette plante :

*Si, à 16° C., pendant la nuit*, la croissance végétative de Paprika s'avère excellente, par re, il ne se forme pas de fleurs, donc pas de fruits ; à 13° pendant la période obscure, il 'en forme pas davantage ; tandis qu'à une température nocturne de *8 à 12°*, la floraison est llente.

Cette même notion de « night temperature » comme facteur essentiel de la sexualisation a été appliquée et en premier lieu par WENT [1] en Californie, pour la culture industrielle Tomates.

WENT a pu montrer que pour certaines variétés de Tomates utilisées en Californie, la ight temperature » optimale pour le meilleur rendement était comprise entre 15 et 20° C. a fait semer des champs de Tomates au mois de novembre. En hiver, la température de la Californie varie entre 15 et 20°, tandis que la température nocturne est de 10°, pérature trop basse pour la floraison des Tomates.

En réalisant l'obscurité au moyen de vastes chapeaux de carton sur les plants de Tomates vés en champs, entre 3 heures de l'après-midi et 8 heures du matin, il obtient sous les eaux l'obscurité nécessaire et aussi la température optimale. Il en résulte une floraison et une tification massive. Les rendements en fruits, exprimés par rapport à la plante entière, sont sis dans la table de WENT, que voici :

| | Plante entière | Fruits récoltés par plante |
|---|---|---|
| lantes non couvertes . . . . . | 304 | 10 |
| lantes couvertes de 2 h. de l'après-midi à 8 h. du matin . | 433 | 0 |
| lantes couvertes de 3 h. de l'après-midi à 8 h. du matin . | *1204* | *256* |
| lantes couvertes de 4 h. de l'après-midi à 8 h. du matin . | 719 | 101 |

Voilà un exemple bien démonstratif que c'est bien *pendant la période obscure* que la tempé- re est importante pour déclancher la sexualisation. Le résultat de cette recherche de WENT é de hâter de plusieurs semaines l'apparition de Tomates sur les marchés californiens.

De nombreux chercheurs aux Etats-Unis s'occupent *actuellement* de la détermination, du t de vue scientifique pur, des facteurs biochimiques impliqués dans le phénomène de la alisation des plantes.

PARKER et BORTHWICK ont déjà démontré que cette action inhibitrice des basses ou hautes pératures pendant la période sombre ne provient pas d'une action ralentissant la transmission stimulus initiateur de fleurs (hormones) venant de la feuille vers les méristèmes. Elle n'est due, non plus, à un processus de ralentissement des différenciations et du développement de rgeons floraux dans le méristème lui-même. Elle est due à un *effet direct* sur la réaction ifique se produisant dans les *feuilles* pendant la période sombre et dont dépend la floraison.

## INFLUENCE DE L'AZOTE EN RAPPORT AVEC LE PHOTOPERIODISME

Dans une même espèce, le Soja par exemple, comme nous venons de le voir, il existe des étés qui répondent différemment à l'action de la photopériode : certaines fleurissent seule- t en jours courts, d'autres réussissent à fleurir dans des jours très longs. Dans ce cas, les s apparaissent à des nœuds plus élevés sur l'axe de la plante et d'autant plus élevés que e est soumise à une photopériode plus longue. Le rendement en est donc diminué. La ition du rendement de ces variétés devait être étudiée en rapport avec la fertilité du sol otamment la richesse en $N^2$ (Azote).

Les expériences qui font subir aux diverses variétés de Soja, longues ou courtes photo- odes en même temps que concentrations variées en azote du milieu, montrent que dans ous cas la richesse en azote n'a *aucune influence* sur la position numérique du premier

[1] WENT, Science, *101* : 97-98 ; 1945.

nœud de l'axe où se forment les fleurs tandis que dans d'autres cas, *elle en a une.* Elle m
aussi que l'azote peu prolonger la croissance de l'axe et différencier ainsi *un plus grand no*
*de nœuds portant fleurs et fruits* ; il en résulte un jeu complexe d'influences d'où le no
total de fleurs produites est différent selon la variété et permet d'expliquer que le rendeme
meilleur n'est pas toujours celui qui correspond à la plus grande fertilité du sol ou à la pl
période la plus favorable.

Il en est d'ailleurs de même dans une autre étude réalisée sur la formation des b
des Oignons. La nécessité d'une longue photopériode pour la formation des bulbes d'oi
*(Allium Cepa)* est bien connue depuis 1936. En deça du seuil critique minimum des longu
de photopériode, les plantes ne forment pas de bulbe, qu'on applique on non l'azote au m
Juste au-delà de cette photopériode critique, la concentration en azote du milieu joue *un*
*considérable* ; *le plus grand développement des bulbes se produit avec la concentratio*
*Azote la plus basse.* Dans les photopériodes beaucoup plus longues que la durée critique, l'A
n'a pas d'action sur la formation des bulbes.

* * *

Le Pyrèthre produit des fleurs uniquement sous de longues photopériodes (image de droite). Sous de courtes photopériodes, la plante reste à l'état végétatif. (D'après Publication nº 507. Washington, U. S. A., Department of Agriculture, 1942.)

Les quelques faits exposés ci-dessus m
trent à suffisance combien la Botanique a
qués suit de près aujourd'hui (à tout le n
en Amérique) les progrès de la Bio
végétale. Il ne résulte d'ailleurs un bén
réciproque :

les horticulteurs et agriculteurs posent
hommes de science des questions à p
pratique... et ceux-ci reçoivent des premier
subsides qui leur permettent de réaliser
recherches avec le maximum de chanc
succès et dans le minimum de temps, po
grand profit des praticiens.

# BIBLIOGRAPHIE RELATIVE AUX ÉTUDES RÉCENTES SUR LE PHOTOPÉRIODISME


. ALLARD : Complete or partial inhibition of flowering in certain plants when days are too short or too long. Journ. of Agric. Res. *57*, n° 10, pp. 775-789 ; 1938.

.. BORTHWICK : Photoperiodic response as a factor in choice of plants for testing soil deficiencies. Soil Science, *62*, n° 1 ; 1946.

.. BORTHWICK, M. W. PARKER and P. H. HEINZE : Influence of localized low temperature on Biloxi Soybean during photoperiodic induction. The Botanical Gazette, *102*, n° 4 ; 1941.

. BORTHWICK, M. W. PARKER and P. H. HEINZE : Effect of photoperiod and temperature on development of Barley. The Botanical Gazette, *103*, n° 2 ; 1941.

. BORTHWICK, M. W. PARKER and N. J. SCULLY : Effects of photoperiod and temperature on growth and development of Kok-Saghyz. The Botanical Gazette, *105*, n° 1 ; 1943.

. HEINZE, M. W. PARKER and H. A. BORTHWICK : Floral initiation in Biloxi Soybean as influenced by Grafting. The Botanical Gazette, *103*, n° 3 ; 1942.

. OVEN, E. CARSNER and M. STOUT : Photothermal induction of Flowering on Sugar Beets. Journ. of Agric. Res., *61*, n° 2 ; 1940.

. PARKER, and H. A. BORTHWICK : Influence of temperature on photoperiodic reactions in leaf blades of Biloxi Soybean. The Botanical Gazette, *104*, n° 4 ; 1943.

V. PARKER, S. B. HENDRICKS, H. A. BORTHWICK and N. J. SCULLY : Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation in Biloxi Soybean. Science, *102*, n° 2641, pp. 152-155 ; 1945.

V. PARKER, S. B. HENDRICKS, H. A. BORTHWICK and N. J. SCULLY : Action spectrum for the photoperiodic control of floral initiation of short-day plants. The Botanical Gazette, *108*, n° 1 ; 1946.

. SCULLY, M. W. PARKER and H. A. BORTHWICK : Interaction of nitrogen nutrition and photoperiod as expressed in Bulbing and Flower-stalk development of Onion. The Botanical Gazette, *107*, n° 1 ; 1945.

. SCULLY, M. W. PARKER and H. A. BORTHWICK : Relationship of photoperiod and nitrogen nutrition to initiation of Flower primordia in Soybean varieties. The Botanical Gazette, *107*, n° 2 ; 1945.

ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'AVANCEMENT DES SCIENCES

**Rapports présentés au Congrès de Liége 1939**
de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*

## LA CULTURE DES ALGUES EN LABORATOIRE

par L. DELARGE

La pratique de la culture des algues selon les méthodes bactériologiques présente un grand intérêt pour les recherches algologiques ; elle conduit à la connaissance expérimentale, en conditions rigoureusement définies, des organismes étudiés.

Mes recherches sur la culture d'une Schizophycée Oscillatoriacée, *Phormidium uncinatum* (1) ont montré que l'optimum de développement de cette algue est obtenu : 1) par l'emploi de la solution minérale de *Detmer* où le phosphate monopotassique a été remplacé par du phosphate bipotassique, 2) par un éclairement électrique des cultures, jour et nuit, 3) par une température de 25° C.

Une méthode de culture intensive a permis de récolter en deux mois de temps seulement 7 gr. d'algues (en masse sèche).

Au moyen de ce matériel (algues en culture unialgale) une étude de la phycocyanine des Schizophycées a pu être entreprise. L'extraction du chromoprotéide se fait à l'eau.

En amenant à 6,04 le pH de la solution de phycocyanine on obtient après un mois des cristaux hexagonaux bleus, mélangés à des cristaux prismatiques allongés, et à du précipite amorphe.

Si le pH est amené aux environs de la zone isoélectrique de la phycocyanine, la cristallisation est beaucoup plus rapide.

Au pH 3,8 après deux jours on observe de petits cristaux de forme rhombique.

Au pH 4,1 en trois jours se forment des cristaux hexagonaux.

Ainsi donc la même solution de phycocyanine amenée à différentes valeurs de pH donne naissance à des cristaux de formes différentes. Il est vraisemblable qu'il n'existe qu'une sorte de phycocyanine, la phycocyanine C.

## DU RÔLE DE LA BOTANIQUE DANS L'ENSEIGNEMENT SECONDAIRE

par Emma FRITSCHE,

Professeur au Lycée de l'Etat à Seraing
et à l'Ecole normale moyenne de l'Etat à Liége

Je suis heureuse de pouvoir, à l'occasion du Congrès de l'A. F. A. S., signaler à la bienveillante attention des Autorités compétentes et en particulier à Monsieur le Ministre de l'Instruction publique, que l'enseignement de la Botanique est non seulement négligé, mais souvent même totalement supprimé dans la plupart des établissements secon-

(1) *Mém. Soc. Roy. Sc. Lg.*, 4e série, t. II, 1937.

daires tant officiels que libres. Or les *Humanités* qui, par définition doivent donner à ceux qui les suivent avec fruit, un ensemble de connaissances nécessaires, se trouvent, de la sorte, *incomplètes*.

C'est une grave erreur, de la part de professeurs de Sciences dans les Athénées, de croire que, lorsqu'ils ont consacré tout leur temps à l'enseignement de la Physique et de la Chimie, ils ont accompli leur devoir et qu'ils ont le droit de considérer la Botanique (et la Zoologie) comme une branche négligeable ; cette mentalité est d'autant plus regrettable qu'elle a des conséquences dans le choix de la carrière des Humanités. Combien de jeunes gens, jeunes filles, ne se seraient-ils pas orientés vers les doctorats en Biologie si on leur avait fait goûter les charmes et l'intérêt de ces branches. Le génie ne peut éclore de l'inconnu !

Telle est la situation ; voyons d'où elle provient : tout d'abord, de ce que l'enseignement des Sciences dans les Athénées est le plus souvent confié à des docteurs en Physique ou en Chimie, ces derniers ont une tendance à s'adonner à leur branche de prédilection.

D'ailleurs, il faut déployer un effort beaucoup plus pénible pour prévoir et se procurer des échantillons de plantes ou d'animaux, faire de l'élevage, un peu de culture, pour obtenir, au moment opportun les objets nécessaires à une bonne leçon, tandis que pour la Physique et la Chimie, les appareils attendent inertes dans les armoires d'où on les retire quand on veut et où on les replace sans plus devoir s'en occuper. Les dissections de plantes et d'animaux exigent en outre, que l'on trempe ses doigts dans l'eau et même dans le sang, cela répugne à ceux qui ne possèdent pas assez d'enthousiasme.

Une autre cause de la situation signalée plus haut, est qu'il faut compter avec le *temps* dont on dispose ! et ici l'obstacle est insurmontable même par les professeurs animés de la meilleure volonté : c'est que l'horaire comporte pour les Sciences, dans les Athénées, deux leçons par semaine dont une est consacrée à la Physique, l'autre doit suffire aux programmes de Chimie, de Zoologie et de Botanique ! Or, un professeur qui travaille ferme peut avoir terminé le cours de Chimie à Pâques, il lui reste donc une dizaine de séances de 50 minutes pour la Biologie (Zoologie et Botanique) soit 5 séances pour la Botanique. C'est trop peu ! Sans compter que des congés, conférences et excursions inattendues viennent encore supprimer l'une ou l'autre leçon !

Nous allons démontrer que l'enseignement de la Botanique tel qu'il doit se donner, ne peut être réalisé en un laps de temps si réduit, insuffisant pour faire naître chez les élèves des penchants vers l'étude de cette branche. Ceci m'amène à considérer le **rôle de la Botanique dans ces Ecoles**. Ce rôle dépend de la façon dont on l'enseigne ; commençons donc par condamner fermement les longues nomenclatures quelles qu'elles soient, pour les organes ou pour les individus ; il faut avant tout, éviter de citer, au cours de visites ou d'excursions faites avec des élèves, des séries de noms de plantes au hasard des rencontres, et aussi de dénommer toutes sortes de tiges, de feuilles, de racines....

L'enseignement de la Botanique est tout autre chose (1), il doit avoir pour but d'amener les élèves à acquérir une bonne *méthode*, en observant, en analysant, en comparant, en les habituant à réfléchir, à être prudents, enfin à s'exprimer convenablement, correctement, par leurs propres moyens par la parole et par le dessin (et non de les laisser emprunter les phrases d'un auteur !).

Cela étant, quelques types de fleurs bien analysées dans les classes inférieures (6e et 5e), offriront aux élèves l'occasion de reconnaître les principales familles ; puis, dans les classes supérieures, on pourrait s'adonner à des exercices de réflexion, d'expérimentation, au moyen de petites recherches suscitées par le professeur.

Je vais me permettre de donner un exemple choisi parmi un grand nombre de sujets traités avec les normaliennes aspirantes régentes de l'Ecole de l'Etat à Liége.

Il s'agit d'étudier le **Fruit du Frêne.** Les élèves peuvent s'en procurer facilement ; elles remarquent tout d'abord que c'est une samare, parce que c'est un fruit sec contenant une graine et muni d'une aile (fig. 1). Cette constatation est le résultat d'une analyse et d'une comparaison, et l'on a soin de faire rappeler des exemples d'autres samares qui ont été étudiées antérieurement. Mais là ne se bornent pas nos observations, car il est plus intéressant encore de rechercher l'*origine* de cette samare et de deviner son *avenir*.

La présence de cicatrices à la base du fruit indique que l'ovaire était supère ; la cicatrice du style au sommet de l'aile confirme que c'est bien un fruit et non une graine ailée ; on remarque même par transparence le trajet du style au milieu de l'aile.

Voilà pour le passé. Quant à l'avenir : ces fruits sont disséminés par le vent grâce à l'aile, et ainsi la graine peut germer loin de la plante ; ici on ne manque jamais d'admirer la belle ordonnance de la Nature à qui l'on est toujours porté d'attribuer la « sagesse » et la « prévoyance » ; dans ce cas-ci, elle dispose les graines afin que les plantules ne se nuisent pas mutuellement et qu'elles ne soient pas gênées par la plante mère !

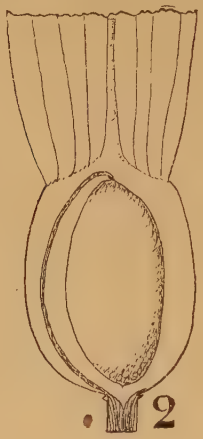
N'ayons cependant pas une confiance illimitée en la perfection des faits naturels : nous nous rappelons d'ailleurs les avoir pris plusieurs fois en défaut. Ici encore, on constate une anomalie ; en effet, un grand nombre de samares sont produites, mais bien peu arrivent à se placer dans de bonnes conditions pour donner un nouveau Frêne ! Pourquoi ce gaspillage de fruits? La Nature serait bien plus « sage » si elle parvenait à économiser toute cette floraison et fructification par un moyen infaillible de germination.

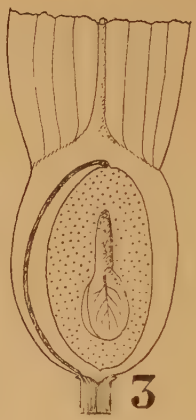
Mais voyons comment se fait cette germination. Cherchons d'abord la position de la graine à l'intérieur de la samare : on est très surpris de la trouver complètement retournée, le sommet vers la base du fruit et suspendue à un long support (fig. 2). Voilà, par exemple,

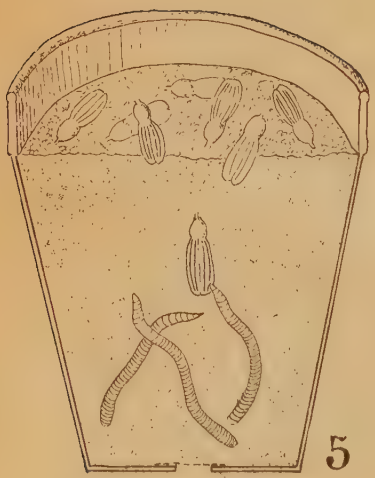
(1) *Méthodologie de la Botanique*, par A. Gravis. Ed. Vanderpoorten, rue de la Cuiller, Gand.

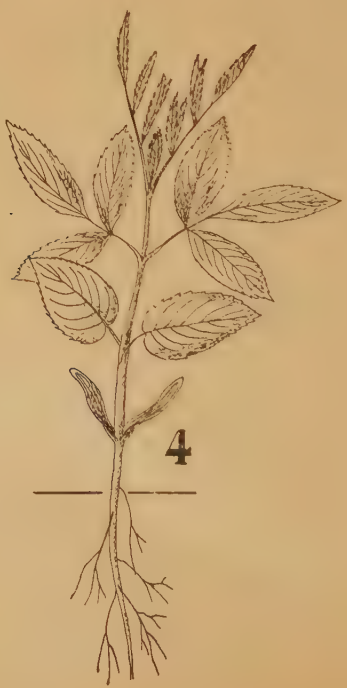
une drôle de situation, et il serait oiseux d'en chercher l'utilité. N'ayons cependant pas des idées préconçues car nous sommes en voie de malmener les arrangements naturels ; tâchons d'observer

# FRUIT DU FRÈNE



l'embryon : une coupe longitudinale dans la graine (fig. 3) nous apprend qu'il est logé au milieu d'un albumen abondant et qu'il présente deux beaux petits cotylédons. C'est cela qui deviendra un Frêne ! et l'on tombe en admiration, à juste titre, devant la grandeur de ce mystère dont les Savants commencent à grand-peine à soulever le voile !

Mais nous voyons aussi que cet embryon est placé à l'envers, c'est-à-dire que son sommet est dirigé vers la base du fruit ! Cette orientation est sans conteste, défavorable à la germination qui devra provoquer des contorsions compromettantes aux jeunes organes au début de leur développement.

Cependant, les plantules de Frêne, même très jeunes (fig. 4) sont bien droites, rien d'anormal ne s'observe dans la région cotylédonnaire !

Que se passe-t-il donc ?

Nous laissons tomber, d'une certaine hauteur, une poignée de fruits : ils descendent la graine en bas en vertu de la position du centre de gravité. En touchant le sol, ces fruits se couchent horizontalement, l'embryon est donc de ce fait dans une position plus favorable ; mais pour qu'une graine puisse germer, il faut qu'elle soit maintenue humide, condition qui ne sera réalisée que si elle est recouverte de terre ; quelles sont donc les circonstances qui pourraient faire pénétrer ces fruits dans le sol? Après plusieurs hypothèses, on s'arrête à celle du rôle des *Lombrics* ! Ici, il est bien difficile d'observer ce qui se passe dans la nature, aussi nous nous décidons à provoquer une expérience en plaçant quelques Lombrics dans un pot à fleur contenant de la terre humide, à la surface de laquelle on dispose une douzaine de samares de Frêne, ainsi on peut surveiller de près ce qui se passe, et dès le lendemain déjà, constater que trois ou quatre fruits sont dans une position verticale, le sommet de l'aile étant enfoncé dans le sol, comme si on les avait plantés à l'envers ! On devine que les Lombrics, qui ont l'habitude d'attirer des brindilles dans leurs galeries se sont, dans ce cas, adressés aux fruits de Frêne et les ont saisis par la partie la plus mince, c'est-à-dire le sommet de l'aile, car ils auraient eu difficilement prise ailleurs ; c'est donc le sommet qui est attiré le premier dans le sol.

Quelques jours plus tard, il n'y a plus de traces de fruits à la surface du pot ; et par un examen ultérieur de son contenu, on peut constater que l'aile et l'enveloppe du fruit sont transformées en humus, tandis que la graine, partie vivante, est restée en place, son *sommet vers le haut* puisque le fruit avait été retourné ; elle finit par germer.

Ainsi donc, les fruits du Frêne ont besoin de deux facteurs pour pouvoir se développer dans de bonnes conditions : le *vent* et les *Lombrics*. On doit bien avouer que c'est assez compliqué et l'on se demande pourquoi, sans trouver de réponse ; on finit par se lamenter sur le sort de ce bel arbre au cas où l'une ou l'autre de ces deux conditions viendrait à manquer. La disparition des Lombrics, par exemple, entraînerait fatalement celle du Frêne (et d'autres encore) !

On profite de cette réflexion pour faire entrevoir aux élèves la célèbre théorie de *Darwin*. C'est ainsi que l'on peut supposer qu'à une époque lointaine, des Frênes produisant des akènes auraient été supplantés par des Frênes à samares et que ces derniers seuls ont pu se reproduire jusqu'à l'époque actuelle. Malheureusement cette hypothèse ne peut pas être vérifiée, du moins pour le Frêne ; mais dans plusieurs autres cas, la découverte de fossiles de plus en plus nombreux, permet d'établir les transitions entre un type primitif et une forme actuelle. Cette élimination des moins aptes résulte de ce que Darwin appelait la « *lutte pour la vie* » où le vainqueur doit souvent son succès à de très faibles différences ou de très minimes tendances.

C'est d'ailleurs ce que l'on constate dans les situations des hommes, des sociétés, des Etats.

La Nature telle qu'elle se présente actuellement à nos observations, est le résultat d'une longue *évolution*, c'est-à-dire que les conditions de vie ont changé dans le cours des siècles et que les êtres vivants ont dû s'adapter ou périr : voilà pourquoi tant de formes actuelles nous paraissent si bien conformées par leur genre de vie.

* * *

Ainsi enseignée, la Botanique est une science *éducative* ; elle développe l'esprit d'observation, de comparaison, fait éclore des hypothèses qui témoignent de la perspicacité, de l'initiative ; elle habitue à la prudence par le contrôle continuel au moyen des faits observés au moment *opportun*, qu'ils soient spontanés ou provoqués par l'expérience ; elle fait naître l'enthousiasme de la jeunesse. Elle complète les qualités que doit développer l'enseignement des autres branches scientifiques, car elle habitue à l'observation des êtres vivants qui agissent à des moments inattendus et qui sont autant de mécanismes plus ou moins perfectionnés, mais toujours très compliqués ; c'est d'ailleurs en les étudiant que l'on parviendra à se comprendre mieux soi-même et à savoir tirer profit de ce qui nous entoure, plutôt que de le gaspiller par ignorance.

Mais pour réaliser un tel enseignement, il ne suffit pas de cinq séances annuelles de 50 minutes, car ce temps ne permet pas de s'adonner à la réflexion, à la discussion en commun, à la vérification, à l'expérimentation. Il faut donc souhaiter que, tout en laissant intacte l'heure hebdomadaire accordée à la Physique,il soit réservé une heure à la Chimie et aussi une heure à la Biologie (Zoologie et Botanique) ce qui porterait à trois séances par semaine le temps consacré à l'enseignement des Sciences dans les classes supérieures des Athénées, Lycées, Collèges.

Je termine avec l'espoir d'avoir suffisamment démontré que des connaissances en Botanique sont nécessaires pour compléter les Humanités et j'émets le vœu que lors de l'élaboration du nouveau programme, l'enseignement des Sciences puisse occuper la place à laquelle il a droit selon son importance et son rôle dans l'éducation intellectuelle de notre belle jeunesse.

# NOTE SUR LA DISPARITION DE PLANTES RARES DE LA RÉGION LIÉGEOISE ET MESURES A PRENDRE EN VUE DE LA CONSERVATION DES ESPÈCES MENACÉES

par Arthur MARÉCHAL

Depuis quelques années nous assistons dans la périphérie liégeoise à une véritable transformation de la topographie locale : d'un côté, changement nécessité par l'édification, au Val-Benoît, de nouveaux bâtiments universitaires ; d'autre part, par la construction du port et le creusement du Canal Albert à l'île Monsin.

Ces différents travaux ont occasionné des deux côtés, la disparition de certaines plantes intéressantes et même rares.

Parmi les dépendances de l'ancienne Abbaye du Val-Benoît où s'élèvent actuellement les locaux techniques précités, se trouvait un étang d'une superficie d'un hectare environ, au milieu d'une prairie naturelle et contemporains des anciens moines. Le tout était clôturé par un mur d'enceinte, ce qui en rendait l'accès très difficile.

Je profitai du temps pendant lequel s'effectuaient les travaux préparatoires à la construction, pour explorer minutieusement et l'étang et la prairie.

Dans le premier, outre les plantes ordinaires des mares : *Typha latifolia* **L.**, *Lemna minor* **L.**, *L. trisulca* **L.**, *Spirodila polyrrhiza* **L.**, *Ceralophyllum demersum* **L.**, etc. j'ai observé en bordure très fournie : *Leersia oryzoides* **Sw.** et le rare *Rumex maritimus* **L.**

La présence de cette dernière espèce, répandue çà et là sur notre littoral et dans les Polders, peut s'expliquer par la migration des canards sauvages et marins qui, pendant certains hivers rigoureux, viennent chercher un refuge dans les eaux de l'étang. Les graines de ce *Rumex*, très légères, ont les parties externes du périgone ornées de dents fines et longues et peuvent facilement s'accrocher au fin duvet de l'oiseau. Cette dissémination des graines par les oiseaux n'est d'ailleurs pas un cas isolé.

Dans la prairie entourant l'étang, deux raretés encore pour la flore belge, bien que ce ne soient que des plantes introduites ou naturalisées : *Ranunculus lanuginosus* L. et *Lepidium latifolium* **L.**

Autrefois rencontrées chez nous dans la vallée de la Meuse, elles sont assez répandues en France, la première dans le Jura, les Alpes, le Var (forêt des Maures), la seconde çà et là dans les prés humides et au bord des rivières. Dans notre pays on ne les a plus revues depuis longtemps si ce n'est à l'état d'introduction passagère et les habitats du Val-Benoît étaient peut-être leur dernier domicile en Belgique.

Que dire de l'île Monsin aux mares disparues et si riches en espèces hydrophiles et hygrophiles ? Plus rien ou presque plus rien ne subsiste. Nous avons à y déplorer la disparition d'une espèce rare en Haute Belgique : *Hippuris vulgaris* **L.** C'était l'habitation la plus orientale du pays.

Il n'est plus de doute pour les botanistes que notre flore indigène va en s'appauvrissant de plus en plus : ce fait est aussi constaté dans d'autres pays. Les causes en sont multiples : les unes inhérentes à la déficience physiologique des organismes, les autres de nature anthropogène.

Que faire pour sauvegarder notre patrimoine floristique ?

Il va de soi qu'on ne peut créer des réserves biologiques partout. Pour pallier à cette carence et sauver les raretés végétales de leur perte éventuelle il conviendrait, chaque fois qu'une espèce remarquable est menacée de disparition partielle, voire totale, de la transplanter dans un jardin botanique où elle serait cultivée dans les conditions écologiques qu'elle réclame.

Ces établissements deviendraient ainsi un lieu de refuge efficace aux raretés menacées de la flore indigène.

En terminant qu'il me soit permis de faire appel à la générosité de nos amis et confrères français, à propos de quelques spécimens de la flore belge disparus (?) ou tout au moins dont la présence n'a plus été constatée depuis très longtemps. Nous serions heureux de recevoir, à l'Institut Botanique de Liége, les graines des plantes suivantes, classées par ordre de rareté de la flore nationale :

1. *Ventenata dubia* **Leers** (*Ventenata avenacea* **Hoel.** ; *V. triflora* **Schultz.**). Habitation unique en Belgique : Han-sur-Lesse. Plus revue depuis 1886. (Se rencontre en France dans le Midi, Bourgogne, Cévennes, Auvergne).

2. *Scleropoa procumbens* **P. Beauv**, (*Glyceria procumbens* **Bicht.**). Littoral belge. Plus revue depuis 1860.

En France, croît dans les lieux humides et les pâturages de la côte ; littoral de la Manche et de l'Océan jusque la Gironde.

3. *Filago neglecta* **D. C.** Environs de Rochefort (Belgique). Devenue rare et plus revue depuis longtemps.

En France : Meurthe-et-Moselle (Nancy) ; Vosges (Epinal) ; Tarn (Moularès) ; Saône-et-Loire (Autun).

4. *Heleocharis ovata* **R. Br.** Depuis l'assèchement de certains étangs aux bords desquels elle croissait, cette plante tend à disparaître. (En France : Deux-Sèvres, Vendée, Loire Inférieure, etc.).

# L'ACROLYSE DES FAISCEAUX N'EST PAS UN CARACTÈRE PHYLÉTIQUE

par A. MONOYER,
Professeur à l'Université de Liége

On sait que parmi les anatomistes anciens qui se sont occupés du parcours des faisceaux, deux opinions régnaient.

L'une, professée par de Bary, distingue dans la tige, des faisceaux provenant des feuilles, *faisceaux foliaires*, et d'autres faisceaux n'ayant pas de rapport direct avec les feuilles, *faisceaux propres à la tige.*

Gravis ayant démontré par son étude du Tradescantia et d'autres plantes que tous les faisceaux considérés comme propres à la tige par de Bary descendaient en réalité des feuilles, la notion de faisceaux propres à la tige « stameigene » fut rejettée par presque tous les auteurs.

Etudiant le *Scirpus lacustris*, plante aquatique caractérisée par l'existence d'une très longue hampe atteignant souvent plus d'un mètre et constituée cependant d'un seul entre-nœud, nous avons été étonné d'y rencontrer des faisceaux, à trajet rectiligne et n'ayant aucun rapport direct avec les feuilles.

Ces faisceaux, très nombreux à la base de la hampe vont diminuant en nombre vers le haut et les plus longs s'arrêtent à quelques millimètres sous le nœud des bractées de l'inflorescence avec lesquelles ils n'ont aucun contact : seraient-ce des faisceaux propres à la tige ?

Grâce à l'étude comparée de nombreuses espèces du genre *Scirpus* et nous basant sur ce qui existe chez les *Scirpus* à bractées et à feuilles bien développées, tels *Scirpus sylvaticus*, chez lesquels tous les faisceaux de la hampe sont en contact avec l'inflorescence, nous avons pu démontrer que ces faisceaux spéciaux du *Scirpus lacustris* constituaient les traces foliaires des bractées et de l'inflorescence atrophiées du *Scirpus lacustris.*

L'atrophie des bractées et de l'inflorescence a entraîné la disparition de la portion supérieure de ces faisceaux pour lesquels nous avons créé l'expression « faisceaux acrolysés ».

Ce ne sont donc des faisceaux propres à la tige qu'en apparence.

Nous avons retrouvé des faisceaux acrolysés dans beaucoup d'espèces de *Scirpus* et d'*Eléocharis* de grande taille ou de taille moyenne ; mais dans les espèces aciculaires nous avons mis en évidence l'atrophie de plus en plus grande des faisceaux acrolysés jusqu'à leur disparition complète.

Nous nous sommes demandé si l'acrolyse des faisceaux était un phénomène propre aux *Scirpus* et aux *Eléocharis* et s'il fallait considérer ce caractère comme un caractère familial.

Les recherches récentes de A. Gravis (1) sur les Cactacées et nos recherches sur les Ephedra (2) semblent indiquer que l'acrolyse n'est pas propre aux *Scirpus* et *Eléocharis* mais se rencontre aussi chez les plantes à caractères xérophytiques.

L'acrolyse serait en rapport avec l'atrophie des organes foliaires, avec l'aphyllie, ce serait un caractère biologique et non un caractère phyllétique.

---

(1) *Mém. Acad. Roy. Belg. Sc.*, in-8°, 2e série, t. XIV., 1935.
(2) Lejeunia. — *Bull. Bot. Lg*, t. II, fasc. 5, 1938.

ASSOCIATION FRANÇAISE POUR L'AVANCEMENT DES SCIENCES

**Rapports présentés au Congrès de Liége 1939**
de l'*Association Française pour l'Avancement des Sciences*

# NOTE FLORISTIQUE SUR LA CAMPINE

par Marcel NIHOUL
**Docteur en Sciences Naturelles**

Les charbonnages et leurs annexes, le canal Albert ont changé la physionomie de la Campine limbourgeoise.

Il y a 50 ans, cette grande plaine sablonneuse était couverte dans ses parties basses d'immenses landes de bruyères parsemées d'étangs, de tourbières, de marécages. Par ci, par là, des chênes, des hêtres formaient de petites forêts. Le sommet des monticules de sable était colonisé par des pins.

Aujourd'hui, des villas et jardins, des maisons ouvrières, des écoles, des églises se sont groupées autour des charbonnages.

Vers 1900 le paysan drainait, à son usage personnel, quelques hectares de lande pour les transformer en culture, en herbage. Les eaux de drainage, retenues dans un fond par une digue, formaient un étang ; ce qui permettait un peu de pisciculture.

Maintenant les voies de communications se sont considérablement améliorées. Le campagnard a voyagé, il a vu comment on pouvait amender un sol pour le livrer à la culture. Il a commercialisé son bien : ses étangs sont devenus des bains pour touristes et villégiateurs, ses marécages judicieusement drainés forment des prairies ou des cultures.

Et ainsi la Campine se transforme profondément et rapidement. La flore caractéristique disparaît. Bientôt il n'y aura plus lieu d'organiser des excursions en Campine, car il n'y aura plus rien à y voir ; à moins qu'une réserve naturelle ne soit créée.

Voici un exemple typique de ces transformations.

A gauche de la route de Bilzen à Asch, au nord du canal Albert se trouve une vaste lande sablonneuse couverte de bruyères et de molinia. Cette végétation indique un sol assez pauvre cependant on y voit quelques fermes entourées de cultures très florissantes et de riches prairies. Goffart, Maréchal et Sternon, familiers de la région, y ont fait

avant l'achèvement du canal des observations floristiques et organographiques des plus intéressantes (1).

Au point de vue phytosociologique, on peut distinguer trois stations : le milieu aquatique, la lande sèche, la lande humide ; d'où trois types d'associations :

1) Le milieu aquatique est formé de la mare à Elatine décrite par ces auteurs, ainsi que de deux autres mares situées plus loin vers l'Ouest. Elles ont chacune une superficie d'environ 1 hectare.

Le niveau de l'eau drainée des régions avoisinantes baisse en été, laissant à découvert une plage plus ou moins grande. Deux de ces mares ont été mises à sec il y a 6 à 7 semaines. Ces faits m'ont permis de déterminer aisément l'association du milieu aquatique.

Cette association est caractérisée par *Litorella uniflora* Asc. qui en certains endroits se montre en véritable culture pure.

Litorella est associée à : *Lobelia Dortmanna* L., *Elisma natans* Bu., *Elatine hexandra* L., *Echinodorus ranunculoïdes* Eng., *Juncus Tenagea* Erh., *Juncus supinus* Moe., *Microcala filiformis* Link., *Pilularia globulifera* L. Ces espèces sont accompagnées de : *Scirpus lacustris* L., *Scirpus palustris* L., *Scirpus acicularis* L., *Deschampsia discolor* R. S., *Carex rostrata* Wit., *Carex Oederi* Fhr., *Glyceria fluitans* R. B., *Potamogeton species.*

2) Entre ces mares, il y a de vastes landes qui s'étendent jusqu'au canal. La lande sèche est un Callunetum. *Calluna vulgaris* Hull. et *Erica tetralix* L. se partagent l'espace, associés à quelques *Drosera intermedia et rotundifolia* L. Comme compagnes, on rencontre quelques *Potentilla erecta* Ham., *Eriophorum species* et *Narthecium ossifragum* Hud.

3) La lande humide forme un Molinietum. *Molinia coerulea Moe.* est associé à quelques rares individus de *Comarum palustre* L. Certains endroits plus ou moins humides sont couverts d'une association de transition avec dominance du Molinietum ou du Callunetum suivant le degré d'humidité.

Les berges des mares fréquemment remaniées par la main de l'homme sont colonisées par une flore assez particulière et assez variée. *Erica tetralix* voisine avec *Narthecium ossifragum*, *Calluna vulgaris*. On trouve également, mais en moindre quantité, *Pedicularis sylvatica* L. *Polygala serpyllifolia* Hos., *Orchis maculatus* L., *Drosera species*, *Potentilla erecta*, *Ranunculus flammula* L., *Viola palustris* L., *Lychnis Flos cuculi* L., *Eriophorum species*, *Marchantia*, etc.

Un étang desséché depuis 2 ans a été transformé en prairie. Laissé en friche, cette terre serait devenue un Molinietum. Mais le propriétaire a voulu un terrain de rapport ; une tranchée conduit les eaux au fossé collecteur qui se trouve le long du canal Albert. Les eaux de ce fossé sont siphonnées sous le canal et vont rejoindre le Démer. Le terrain retourné a été ensemencé (graminées, trifolium). Le drainage

(1) Dans les Mares de Sutendael (Campine), par J. Goffart, A. Maréchal et F. Sternon. *Bull. de la Soc. R. de Bot. de Belg.*, t. LXVII, fasc. 2, 1935.

et l'aération du sol ont donné de bons résultats. (Une taupe y a déjà commencé ses galeries).

Les mares mises récemment à sec vont, elles aussi, être transformées directement en cultures ou en prairies.

Et ainsi, rapidement, cette région riche au point de vue floristique et phytosociologique deviendra une région de culture. C'est la raison pour laquelle nous avons cru bon de faire cette première mise au point phytosociologique.

---

## CONTRIBUTION A L'ANATOMIE DES ACONITS

par L. NIHOUL-GHENNE

**Assistante au Laboratoire de Pharmacognosie, Liége**

Dans un article précédent (1) nous avons eu l'occasion d'approfondir le travail que Goris a entrepris (2) sur le mode de formation des faisceaux ligneux et libériens chez *Aconitum Napellus* L.

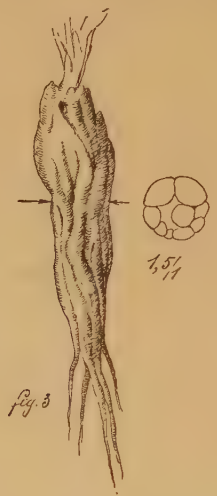
Dans ce travail, Goris, après avoir étudié plus spécialement l'Aconit Napel, a envisagé comparativement la structure d'une douzaine d'espèces d'Aconit. Il a conclu que l'on peut classer les types étudiés en 5 groupes caractérisables par la structure de leurs parties souterraines et par le mode de formation de cette structure. Il nous a semblé intéressant d'étendre cette remarquable étude à des aconits non encore envisagés et d'essayer de déterminer à quel groupe ces nouvelles espèces étudiées pouvaient être rapportées.

L'Aconit faisant l'objet de cet article est l'*Aconitum reclinatum* Gray, qui nous a été envoyé par le Royal Garden d'Edimbourg. Cette plante, d'abord décrite par Gray (3) comme une espèce nouvelle, fut signalée dans l'index de Kew comme identique à l'*Aconitum Napellus* L. ; mais l'aspect de ses feuilles, la couleur de ses fleurs, la faible tubérisation de son enracinement de même que, comme nous allons le voir, sa structure anatomique permettent d'en faire une espèce distincte. D'ailleurs, la grande flore de Britton et Brown (4) et le Hand List of Herbaceous Plants cultivate in the Royal Botanical Garden (5) la mentionnent également comme espèce distincte.

La partie souterraine de l'*A. reclinatum* Gray. n'est pas formée, comme chez l'Aconit Napel L., d'une racine tubérisée napiforme. Ici, la partie épaissie, longue de 1,5 à 2 cm. et grosse d'environ 1,5 cm, constituée par le collet renflé rappelle par sa forme, le tubercule de *Ranunculus bulbosus* L. L'extrémité inférieure du collet se prolonge

en une racine épaissie (0,5 cm de largeur), munie de racines latérales peu nombreuses, tout au moins dans sa partie supérieure. Rares sont les spécimens isolés comme celui que nous avons figuré en 1.

Le plus généralement (fig. 2), les différents pieds se soudent par 3, 4, 5, 6, dans la partie située immédiatement sous le collet, prenant ainsi, à la base, un aspect tubériforme dépassant en grosseur le collet lui-même. La soudure de ces racines est telle que l'on doit déchirer la souche pour obtenir un pied isolé. Cette soudure se fait sur une longueur de 2 à 3 cm. Au delà, les racines tantôt redeviennent indépen-




dantes comme le montre la figure 2, tantôt restent concrescentes, chacune d'elle reprenant, toutefois, son individualité, comme on le voit sur la figure 3.

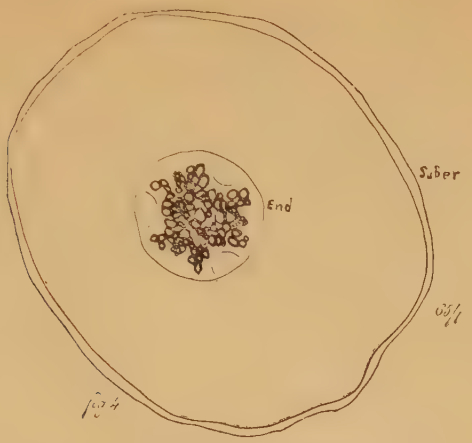
### Caractères anatomiques

Nous avons effectué des coupes, à différentes hauteurs : 1° dans la racine, 2° dans le collet.

1) **Coupes dans la racine**. — Comme dans l'Aconit Napel L., la région tout à fait inférieure de la racine a été décomposée dans le sol. A *l'extrémité la plus inférieure*, on observe déjà 3 pôles ligneux et 3 pôles libériens primaires. A ce niveau, la zone cambiale a déjà produit des formations secondaires nombreuses et compactes. L'endoderme très visible, montre ses plissements caractéristiques (fig. 4). Une coupe faite à 7,5 *cm de la première*, montre toujours les 3 pôles ligneux et les 3 pôles libériens primaires, mais on assiste ici à l'écartement des éléments du bois primaire et à la dislocation du bois secondaire, avec formation de nouveaux vaisseaux plus externes par rapport au bois primaire.

Quant au cambium et au liber secondaire, ils sont maintenant confondus en une zone très importante de plusieurs assises de cellules,

disposées régulièrement en séries radiales, présentant l'aspect d'un véritable cambium ou cambiforme et formant une couronne continue. Cet aspect un peu spécial, nous le retrouverons, comme nous allons




le voir, dans les coupes effectuées aux différents niveaux de la partie souterraine. A l'œil nu, ce tissu présente l'aspect d'une bande blanchâtre, continue et circulaire (fig. 5).

*A 7 ou 8 cm plus haut* (fig. 6), cette structure n'est guère modifiée. La coupe effectuée à ce niveau ne laisse plus voir d'endoderme. De même, les pôles libériens primaires ont disparu. La couche circulaire et régulière constituée par le cambium, le cambiforme et le liber

secondaire s'est développée et s'étend de la limite externe des vaisseaux jusqu'au parenchyme cortical.

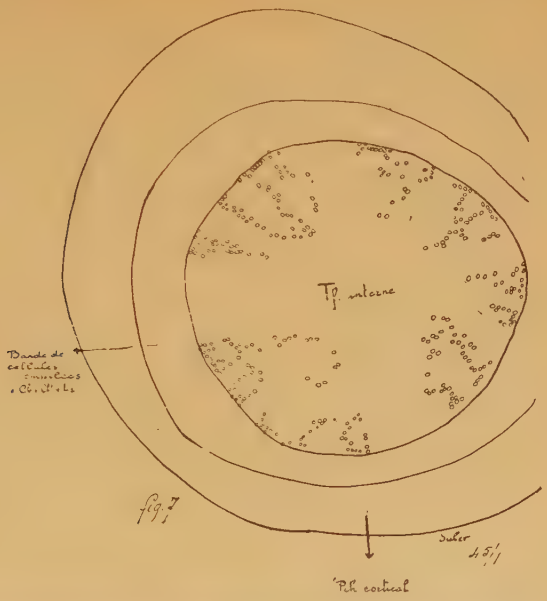
Fig. 6

Les vaisseaux secondaires ont une tendance à se grouper en faisceaux séparés par du parenchyme à cellules régulières, parenchyme occupant également la partie centrale de la racine et qui, en se développant, constituera dans le collet le tissu fondamental interne, comme nous le verrons ultérieurement. A ce niveau, on remarque encore au centre de la racine et disséminés dans le tissu fondamental interne, la présence de vaisseaux, mais les trois pôles primaires ont complètement disparu. Cette disparition s'est faite progressivement sur une distance de quelques centimètres. En effet, sur une coupe précédant celle-ci de deux à trois centimètres, nous n'observons déjà plus que deux pôles.

Les coupes effectuées dans *la partie où les racines sont soudées* ne donnent aucun renseignement nouveau. En effet, chaque racine conserve sa structure propre, mais, à cause des nombreux départs de radicelles, les faisceaux ligneux sont tiraillés en tous sens, ce qui amène une grande confusion dans la structure.

2) **Coupes dans le collet.** — Dans la majorité des plantes étudiées, la structure de la plus grande partie du collet, diffère fort peu de celle que nous venons de décrire. Signalons que la tendance des vaisseaux à se grouper a amené la formation de faisceaux de bois secondaire bien distincts, délimités vers l'intérieur par une moelle assez développée et vers l'extérieur par la couche circulaire de cellules régulières déjà décrite, où se confondent cambium, cambiforme et

liber secondaire. Ici encore, comme nous l'avons dit précédemment, les pôles ligneux et libériens primaires ainsi que l'endoderme ont disparu (fig. 7).




*A l'extrémité supérieure du collet*, approximativement à 1 cm de la base de celui-ci, la structure est différente. Les coupes effectuées à ce

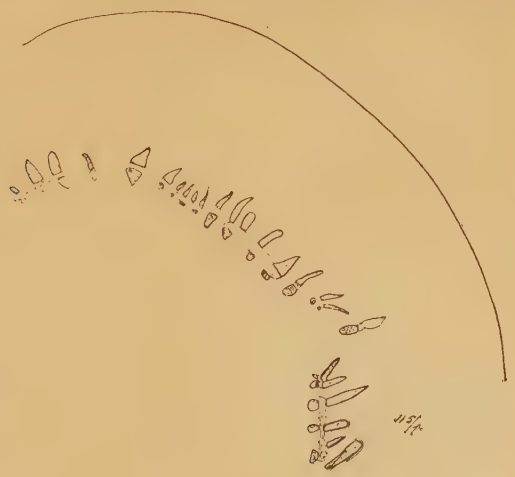


Fig. 8

niveau offrent l'aspect que l'on peut rapprocher de celui du tubercule de *Ranunculus bulbosus* : une trentaine de petits faisceaux constitués

de l'intérieur vers l'extérieur par du bois peu développé, par une zone cambiale de 5 à 6 assises et par un liber disposé en cône. L'endoderme n'est pas visible ; la moelle est très développée. Ces faisceaux sont parfois anastomosés. Nous devons signaler que certains échantillons envisagés présentent dans le milieu de leur collet, là où la tubérisation est maximale, une structure de transition qui s'écarte du type racine et se rapproche du type tige. En effet, nous observons la rupture de la couche circulaire cambium et liber secondaire, la différenciation de ce dernier et son orientation en cône (fig. 8).

A la partie supérieure du collet, nous retrouvons la même structure que celle présentée, au même niveau, par le collet des plantes précédemment décrites.

Chez une plante plus développée, les coupes faites dans la partie « tige » du collet et traitées par la phloroglucine chlorhydrique nous montrent la présence de 4 à 5 couches de cellules coiffant le liber et colorées en rouge. C'est un commencement de la gaine sclérenchymateuse que nous trouvons en effectuant des coupes dans la tige, gaine constituée de cellules peu sclérifiées, disposées sur 4 à 5 assises tout autour de la tige, mais cependant plus développée et toujours en noyaux nettement différenciés en face de chaque faisceau.

## Conclusions

Il ne semble pas possible de faire rentrer *Aconitum reclinatum* L. dans un des groupes décrits par Goris.

Tant par la morphologie externe que par le mode de formation et la structure de ses organes souterrains épaissis, cet Aconit s'écarte indiscutablement de toutes les espèces étudiées jusqu'ici.

Cette anatomie spéciale est d'ailleurs en corrélation avec la nature de l'organe épaissi. En effet, nous observons ici une simple tubérisation du collet par hypertrophie des tissus parenchymateux internes. Cette tubérisation n'amène aucun changement dans la disposition ni des faisceaux ligneux, ni du cambium et ne multiplie pas le nombre des pôles libériens, contrairement à ce que nous avons vu chez *Aconitum Napellus* L. Elle diffère aussi du type *Lycoctonum* par l'absence de deux assises subéreuses, et du type *Anthora* par la régularité de sa ligne cambiale. Elle s'écarte enfin du groupe *Atrox* et du groupe *uncinatum*, lesquels forment des faisceaux distincts par hernies cambiales.

Cette structure est donc, pour la majorité des pieds, celle d'une racine normale, avec simplement dans la partie épaissie, un développement plus intense du parenchyme interne. Dans la partie tout à fait supérieure seulement, presque à la région d'attache des pétioles, la structure devient celle d'une tige un peu épaissie.

Signalons, que quelques rares spécimens présentent cette structure de tige déjà très près de la base du collet.

D'après l'aspect extérieur de la partie épaissie des organes souterrains de cet Aconit, il nous avait semblé possible de la dénommer collet. Cette appellation se justifie par l'étude anatomique. En effet,

en effectuant des coupes dans cet organe à différents niveaux, nous observons le passage de la racine à la tige par :

1) l'orientation des éléments du bois secondaire en faisceaux ;
2) la rupture de la couronne circulaire formée par le cambium et le liber secondaire et l'orientation de ce dernier en cône ;
3) le développement du T. f. interne, et
4) enfin, la présence de plusieurs faisceaux libéroligneux disposés en cercle donnant à la partie supérieure du collet la structure typique d'une tige.

Anatomiquement, *A. reclinatum* est bien une espèce distincte, différente d'*A. Napellus*, ce qui vient confirmer les recherches systématiques de Gray.

BIBLIOGRAPHIE

1. F. Sternon, L. Nihoul, J. Goffart. — Contribution à l'étude morphologique des organes souterrains de l'*Aconitum Napellus* L. *Bull. Sc. Pharm.* nº 11, 1938.
2. A. Goris. — De la structure des aconits et de son utilisation pour la détermination spécifique des aconits de l'Inde. *Bull. Sc. Pharm.*, 1901, 3, p. 103.
3. A. Gray Hook. — *Lond. Journ. of Botany*, 1843, II, p. 118.
4. Britton et Brown. — Illustrated flora of the Northern United States Canada and British Possessions 1897, II, p. 61.
5. Hand List of Herbaceous Plants cultivated in the royal Bot. Gard., 1925, 3e éd., p. 5.

## LES CELLULES INTERCALAIRES DU PÉRICARPE DE L'ORTIE COMME SYSTÈME TRANSPORTEUR

par E. RAMSTAD

Docteur en Sciences pharmaceutiques,
Chef de travaux de pharmacognosie à l'Université d'Oslo

Dans un travail récent, nous avons attiré l'attention sur une formation anatomique du péricarpe des fruits d'Orties, formation qui avait, jusqu'à présent, passé inaperçue. Ce système spécial assure le transport du mésocarpe à l'épicarpe. Nous communiquons de nouvelles recherches sur ces formations spéciales.

### Anatomie générale du péricarpe chez les Orties

Le péricarpe adulte de l'Ortie est constitué de quatre couches (fig. 1). L'endocarpe est composé de cellules très ondulées, à parois fortement lignifiées (fig. 2). L'assise interne du mésocarpe est lignifiée dans sa portion interne qui forme une sorte d'écuelle (fig. 1). Chacune de ces cellules renferme un cristal d'oxalate en oursin qui est fixé à la paroi au moyen d'une lamelle très fine de cellulose (fig. 1). Les deux couches les plus externes du péricarpe — l'assise externe du mésocarpe et l'épicarpe — contiennent toutes deux des chloroplastes

(fig. 3). L'épiderme du fuit mûr est rempli de mucilage (fig. 1) et c'est ce qui rend nécessaire la présence du système transporteur que nous allons décrire.

### Espèces étudiées

Pour nos recherches, nous avons employé cinq espèces d'Ortie, à savoir : *Urtica dioeca* L., *U. urens* L., *U. pilulifera* L., *U. membranacea* L., *U. canadensis* L. et *U. cannabina* L. L'aspect et le fonctionnement de ce système transporteur est, en général, le même chez toutes les espèces examinées et est probablement typique de la tribu des Urérées. Ils ne diffèrent entre eux que par de petits détails, suffisamment distincts, toutefois, pour permettre de les reconnaître, même à l'état pulvérisé.

### Formation du mucilage dans l'épicarpe

Le mucilage dans l'épiderme a la genèse suivante :

Les cellules penta- ou hexagonales des deux couches les plus externes du péricarpe (fig. 2), se remplissent, pendant leur croissance, de petits grains d'amidon (fig. 4) le plus souvent réunis par 4 ou 5 et de grosseur variable selon les espèces envisagées (1 à 5 $\mu$). Le noyau est grand et distinct.

A cette époque précoce, on n'observe encore aucune différenciation entre les cellules épidermiques. En coupe tangentielle, la différenciation n'apparaît que plus tard.

Lorsque les macles d'oxalate de l'assise interne du mésocarpe ont acquis leur plein développement, mais avant que l'endocarpe se soit lignifié, on découvre une couche hyaline sur la paroi du fond des cellules épidermiques (fig. 4). Cette couche s'épaissit graduellement par apport de couches successives de mucilage. La quantité d'amidon observée dans ces cellules est en rapport inverse de celle du mucilage. L'amidon subit donc une transformation en mucilage et diminue toujours graduellement au fur et à mesure du développement de ce dernier (fig. 7).

On sait que dans les semences, le mucilage épispermique prend toujours naissance sur la portion sous-cuticulaire de l'épisperme et se développe, par conséquent, en direction centripète par rapport à la graine. Or, chez les Orties — (et remarquons qu'il s'agit ici, non d'un épiderme séminal, mais bien d'une assise fructifère) — le mucilage, comme nous l'avons montré antérieurement, se forme tout autrement et prend naissance à partir de la paroi distale de l'épicarpe (fig. 4). La croissance du mucilage, chez le fruit d'Ortie, est donc centrifuge par rapport à cet organe.

Les parois épicarpiques recouvertes de mucilage sont incapables d'assurer l'échange de suc et de matériaux plastiques. Si le fond de chaque cellule épidermique, sans exception, avait été tapissée de mucilage, toute la rangée de cellules épicarpiques aurait été isolée du reste du péricarpe et aurait dû périr. Et, bien que l'épicarpe soit un véritable épiderme mucilagineux, il existe forcément quelques cellules disséminées çà et là qui assurent le transport des matériaux

élaborés vers la couche mucilagineuse. Ce sont les cellules intercalaires.

### L'amidon du mésocarpe, source de mucilage

Nous avons dit que l'épiderme est, au début et avant que se forme le mucilage, rempli de grains d'amidon qui servent à l'anabolisme du mucilage. Aussi l'assise externe mésocarpique est-elle bourrée d'amidon, à cette époque (fig. 4). Au fur et à mesure de la formation du mucilage, l'amidon disparaît. Lorsque le mucilage a acquis son plein développement, il ne reste plus de trace d'amidon dans cette couche (fig. 5). Comment s'opère ce transport et comment les cellules à mucilage sont-elles en communication avec le reste du péricarpe?

### Cellules intercalaires de l'épicarpe

En appliquant des colorations protéiques sur des coupes de fruits jeunes, on remarque que certaines cellules épidermiques régulièrement disposées dans l'épicarpe — environ une cellule sur 7 ou 8 — sont beaucoup plus riches en protéine que les cellules voisines. Dans le fruit mûr, elles se distinguent souvent en outre par leur coloration plus foncée, par leur petite taille ou encore par la présence de formations spéciales sur les parois, variables selon l'espèce (fig. 2, 6, 8). Ces cellules ne produisent pas de mucilage (fig. 5, 6). En conséquence, la paroi interne, qui reste libre, assure la communication avec l'assise externe du mésocarpe, et c'est, en effet, à partir du moment où a commencé la formation du mucilage que, par cette membrane et ces cellules seules, passe tout le matériel constructif du mucilage venant des feuilles et des tiges. Vues de face, ces cellules sont entourées de 5, 6 ou 7 cellules mucilagineuses (fig. 2, 6). Nous les avons, en raison de leur situation, appelées *cellules intercalaires*. Les cellules intercalaires ont, sur la paroi radiale, une région commune avec les cellules mucilagineuses (fig. 3, 5). D'abord en communication sur toute l'étendue de cette paroi, la communication entre la cellule intercalaire et la cellule mucilagineuse diminue de plus en plus à cause de l'accroissement du mucilage, gagnant de proche en proche le sommet de la cellule (fig. 4, 7, 5). Lors de la maturité du fruit, le mucilage remplit presque entièrement les cellules épidermiques (fig. 5), mais on observe toujours une légère portion de la paroi, tout contre la cuticule qui reste libre pour la communication (fig. 3, 7). Cette partie reste recouverte de protoplasme jusqu'à la mort de ces cellules.

Il est remarquable que chaque cellule à mucilage touche à une cellule intercalaire, mais à une seule. C'est aussi ici la loi du minimum qui règne. Chez *Urtica membranacea* L., cependant, nous avons trouvé que deux ou même trois cellules à mucilage communiquaient avec une seule cellule intercalaire (fig. 6).

La coupe transversale du fruit montre parfois que la cellule intercalaire épidermique est plus courte que les cellules à mucilage (fig. 3). Dans ce cas, deux ou plusieurs cellules de l'assise externe du mésocarpe se sont allongées radialement plus que leurs voisines qui restent

très aplaties. On peut également, par des colorations protéiques, s'assurer que ces cellules, placées perpendiculairement sous la cellule intercalaire, sont extrêmement riches en protéine, ce qui les distingue ainsi clairement des autres.

**Forme et aspect du système transporteur chez les différentes espèces**

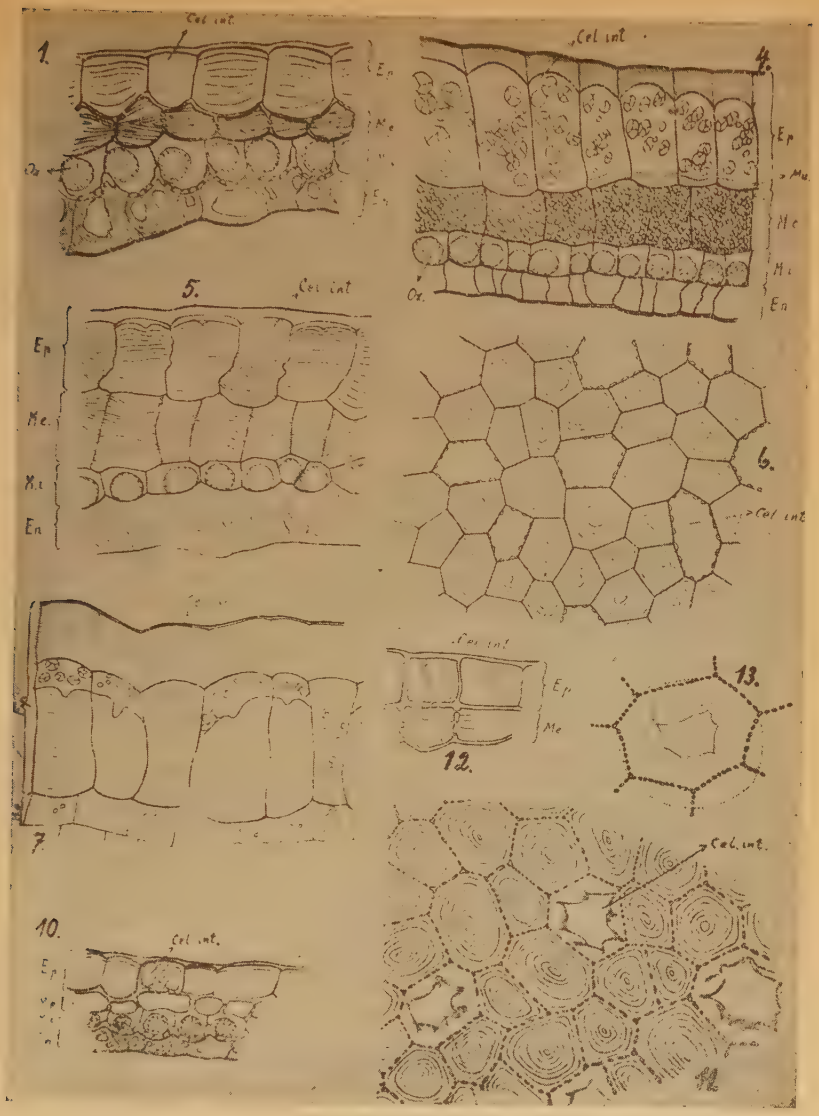
*Urtica urens* L. — Les cellules intercalaires sont ordinairement plus courtes que les cellules à mucilage (30 μ pour 20 μ) (fig. 3). et les cellules sous-jacentes du mésocarpe s'allongent en tronc coupé. Les parois sont lisses et débordent vers l'intérieur à cause de la pression exercée par les cellules bordantes gonflées de mucilage.

*Urtica dioeca* L. — Le dispositif est le même, mais ici les cellules intercalaires épidermiques sont renforcées par des piliers de cellulose qui sont placés perpendiculairement à la surface du fruit et qui vont jusqu'au fond de la cellule intercalaire (fig. 8). Leur nombre est de 8 à 14 dans chaque cellule (fig. 9)). Ces piliers donnent la réaction de la pectine. Grâce à ce renforcement, les parois des cellules intercalaires cèdent plus difficilement à la pression du contenu des cellules mucilagineuses bordantes.

*Urtica membranacea* L. — Les cellules intercalaires sont fortement renforcées. Vues de face (fig. 6), les renforcements se montrent régulièrement disposés autour des parois. En coupe transversale ces renforcements forment une sorte de réseau (fig. 10), qui s'étend également au fond de la cellule intercalaire. Les cellules de l'assise externe du mésocarpe sont également épaissies et fortement ponctuées. Ces épaississements manquent naturellement aussi bien sur les parois radiales que dans le fond des cellules à mucilage.

*Urtica pilulifera* L. — Les cellules intercalaires restent peu différenciées jusque vers la maturité. A ce moment, leurs parois radiales s'épaississent. Une masse gommeuse tapisse toute l'étendue et les colore en brun (fig. 11, 13). Les parois radiales de toutes les cellules épicarpiques sont nettement perforées (fig. 11), ce qui montre que ces cellules sont en communication entre elles. Elles ne sont, naturellement, en communication avec le mésocarpe que par les cellules intercalaires. Aussi les cellules de l'assise externe du mésocarpe sont-elles particulièrement renforcées (fig. 5). Elles sont également ponctuées.

*U. pilulifera* L. diffère des autres espèces examinées en ce qu'elle développe, tout d'abord — avant même que commence la formation du mucilage proprement dit — une couche sur les parois sous-cuticulaires. Cette couche donne toutes les réactions de la pectine et se ne dissout pas dans l'eau. Nous la considérons, en raison de cela, comme constituée de pectine. Elle se développe aussi dans les cellules intercalaires, mais, placée à ce côté de la cellule, elle ne gêne pas les communications intercellulaires. Arrivée à une certaine épaisseur (10, 20 μ) la croissance de cette couche reste stationnaire. Alors débute la formation du mucilage sur les parois distales.




LÉGENDE DES FIGURES

Fig. 1. — *U. cannabina* L. Coupe transversale

Fig. 2. — *U. urens* L. Coupe tangentielle des couches péricarpiques successives.

Fig. 3. — *U. urens* L. Coupe transversale dans le système de transport du péricarpe.

Fig. 4. — *U. pilulifera* L. Coupe transversale, au début de la formation du mucilage.

Fig. 5. — *U. pilulifera* L. Coupe transversale, à maturité.

Fig. 6. — *U. membranacea* L. L'épicarpe vu de face, à maturité.

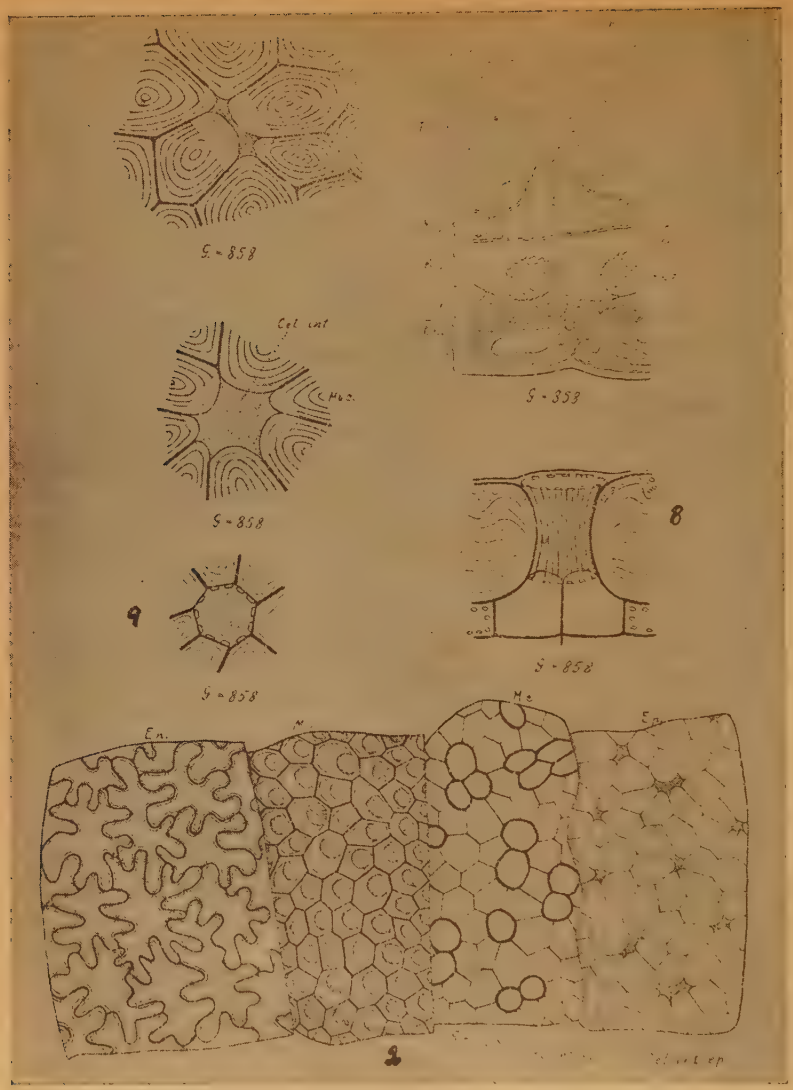


FIG. 7. — *U. pilulifera* L. Coupe transversale peu avant maturité.

FIG. 8. — *U. dioeca* L. Coupe transersale du système de transport à maturité.

FIG. 9. — *U. dioeca* L. Une cellule intercalaire vue de face.

FIG. 10. — *U. membranacea* L. Coupe transversale de l'épicarpe, à maturité.

FIG. 11. — *U. pilulifera* L. L'épicarpe vu de face à maturité.

FIG. 12. — *U. cannabina* L. Coupe du système transporteur, à maturité.

FIG. 13. — *U. pilulifera* L. Cellule intercalaire vue de face, à maturité.

L'amidon de l'assise externe du mésocarpe est presque toujours non-composé ; celui de l'épicarpe est composé et plus grand.

*Urtica cannabina* L. — Les cellules intercalaires sont renforcées par des piliers perpendiculairs qui, parfois, peuvent être reliés entre eux par des travées obliques (fig. 12). L'assise externe du mésocarpe est également pourvue de bandes épaissies, souvent reliées entre elles.

**Résumé**

Dans l'épiderme mucilagineux des fruits de la tribu des Urérées, le mucilage prend naissance au fond des cellules de la couche épicarpique. Cette assise, par conséquent, s'isole du reste du péricarpe. Certaines cellules spéciales, que nous avons appellées cellules intercalaires, se remontrent ça et là dans l'épicarpe. Toutes les cellules à mucilage touchent par l'un ou l'autre côté à une seule de ces cellules intercalaires. Celle-ci assure le transport du matériel élaboré venant du mésocarpe et allant aux cellules à mucilage.

---

## A PROPOS DE LA FLORE ADVENTICE DES GRAVIERS DE LA VESDRE

par Rob. RONCART

A quelque 30 km à l'est de Liège, la région verviétoise est un centre important d'industrie lainière. Depuis plus d'un siècle, des botanistes ont signalé l'introduction, sur les berges et les graviers de la Vesdre, de plantes étrangères, amenées par le lavage des laines. Plusieurs notices et florules locales, ainsi que de nombreuses notes dans le *Bulletin de la Société Royale de Botanique de Belgique* ont signalé de multiples découvertes.

Lorsque, voici une dizaine d'années, nous avons abordé la question, nous nous sommes tout d'abord efforcé de concentrer les renseignements disséminés de-ci de-là ; ensuite, de rechercher, parmi les multiples plantes adventices signalées dans la région, sur les graviers, celles qui sont manifestement introduites par l'industrie lainière.

Si une plante exotique possède des fruits ou organes fructifères accrochants, gluants, ou assez petits pour être retenus par les toisons mi-feutrées des moutons ; si, de plus, cette plante existe dans une région productrice de laine, on peut affirmer avec raison que son introduction est bien due à l'industrie locale.

En 1931, nous avons dénombré, tant dans la bibliographie que dans des récoltes non encore publiées, environ 90 plantes étrangères amenées certainement par la laine. Le nombre en a singulièrement augmenté depuis (1).

---

(1) R. RONCART. — Quelques particularités de la Flore des environs de Verviers. *Mém. Soc. Roy. des Sciences de Liége*, 3e série, tome XVI, 1931 (28 p.).

Ce qui fait l'intérêt du sujet, c'est que chaque année apporte de nouvelles introductions ; il y a toujours à glaner sur les graviers de la Vesdre ; parfois même, les plantes exotiques s'échappent des graviers et sont retrouvées loin de la rivière. C'est le cas, par exemple, de *Guizottia abyssinica* et de *Galinsoga parviflora* d'introduction relativement récente. Les endroits où l'on rejette des déchets de laine, ainsi que les prairies qui utilisent ceux-ci comme engrais, sont particulièrement riches en plantes exotiques. Inutile de dire que les années chaudes et sèches sont celles où l'on fait les plus riches découvertes.

Malheureusement, la détermination des récoltes est très souvent malaisée ; il est bien difficile de trouver, dans la bibliothèque d'un Institut même fort bien pourvu, toute la littérature qui permette la détermination de toutes les espèces. Certains genres sont particulièrement rebutants : *Amarantus*, *Chenopodium*, *Erodium*, *Rumex*, et surtout *Medicago* et la plupart des graminées. Des douzaines de plantes nouvelles restent ainsi en instance de détermination, malgré l'aide précieuse de divers Instituts de botanique. Bien des chercheurs désintéressés, parmi lesquels il nous plaît de signaler M. Auguste Visé, de Verviers, risquent d'être découragés, faute de pouvoir tirer parti de leurs trouvailles.

Nous serions heureux de trouver, parmi nos confrères français ou belges, des botanistes qu'intéresse la question de la flore adventice des régions industrielles, peut-être l'un ou l'autre spécialiste d'un des genres difficiles signalés ci-dessus. Nous aurions grand plaisir à établir des relations avec eux.

---

## NOTE SUR LA STRUCTURE VASCULAIRE DE QUELQUES LABIÉES

par André WILLAM

Dans l'ensemble des travaux exécutés par l'Ecole d'Anatomie de Liége, la famille des Labiées n'a pas encore été examinée. Sur la proposition du professeur Monoyer, nous avons entrepris l'étude de la structure vasculaire de quelques Labiées.

Briquet (1) (1893) donne un schéma très simple, que nous reproduisons ci-contre, du parcours des faisceaux libéro-ligneux. La trace foliaire se compose de 4 faisceaux. La tige montre 4 faisceaux angulaires. Le parcours dans le nœud est très simple : les 4 faisceaux foliaires se soudent en deux masses : I*ad* avec I*ag*, I*po* avec I*pg*. Chaque masse (I*ad* — I*ag*) se soude au faisceau réparateur.

Nous avons vérifié ce schéma sur *Galeopdolon luteum* L., *Lamium album* L., *Nepeta cataria* L., *Scutellaria altissima* L., et nous sommes parfaitement d'accord : toutes ces Labiées montrent ce parcours très

---

(1) Monographie du genre Galeopsis, Bruxelles, Hayez, 1893.

simple. D'autres auteurs l'ont vérifié sur *Coleus* (J. Moureau), sur *Stachys* (Nageli) si bien que l'on peut admettre ce parcours comme caractéristique de la famille des Labiées.

Des travaux récents ayant démontré qu'il était possible, par le système vasculaire, de montrer l'évolution au sein d'une famille (Monoyer,(2) A. sur *Scirpus*), nous nous sommes demandé où se trouvait, dans les Labiées, le sens de l'évolution.

C'est l'étude du parcours des faisceaux dans les feuilles qui nous a donné une indication sur l'orientation à donner à cette recherche.

En effet, les feuilles des Labiées présentent (du moins les genres étudiés) une nervure médiane très nette M. Que devient ce faisceau médian puisque dans le pétiole, selon Briquet et d'après une vérification personnelle, nous n'avons plus que 4 faisceaux?

*Galeopdolon luteum* L. — Schéma du parcours des faisceaux dans la feuille :

$$\mathrm{M}$$

$$i\,\mathrm{M}\,i$$

$$[i\,\mathrm{M}\,i]$$

$$\left[i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]\ x\ \left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\right]$$

$$\mathrm{L}\left[i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]\ x\ \left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\right]\mathrm{L}$$

$$m\left[\mathrm{L}\,i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]\ x\ \left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\,\mathrm{L}\right]m$$

La formule pétiolaire est donc :

$$\left[m\left[\mathrm{L}\,i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]\ x\ \left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\,\mathrm{L}\right]m\right]$$

alors que la formule foliaire est :

$$[m\,\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}\,m]$$

$x$ représente un faisceau réduit à une seule cellule qui ne se colore même pas par les colorants typiques du bois. Ce faisceau est vraisemblablement une partie du médian très atrophiée. Au nœud, il se place entre les faisceaux augulaires, parcourt un entrenœud, se divise en deux et se jette dans les sympodiques.

*Lamium album* L. — Nous avons comme formule foliaire :

$$[m\,\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}\,m]$$

---

(2) *Mém. Soc. Roy. Sc. Lg*, 3e série, t. XVIII, 1933.

et comme formule pétiolaire :

$$m\left[\mathrm{L}\,i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]x\left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\,\mathrm{L}\right]m$$

Le faisceau $x$ est ici bien distinct : il se compose de plusieurs cellules facilement colorables. Au nœud, ce massif se scinde en deux ou trois petits massifs. C'est ainsi que dans la tige du Lamier nous avons, outre les faisceaux angulaires, des faisceaux latéraux qui ne sont autre chose que le fractionnement du médian (M).

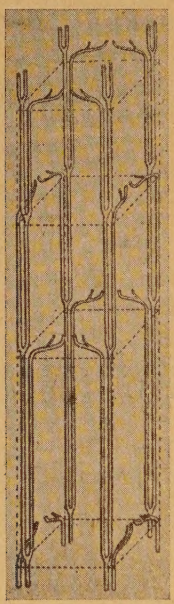


FIG. 1.

Vue schématique de la course des faisceaux libéro-ligneux dans les entre-nœuds supérieurs d'une jeune tige de *Galeopsis*.

*Nepeta cataria* L. — Nous avons comme formule foliaire :

$$[m\,\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}\,m]$$

Quant à la formule pétiolaire, celle-ci ne renferme que 3 faisceaux :

$$[m\,[\mathrm{L}\,i\,\mathrm{M}\,i\,\mathrm{L}]\,m]$$

Le massif central se scinde un peu avant la jonction au nœud en deux parties, ce qui reconstitue alors notre formule pétiolaire :

$$\left[m\left[\mathrm{L}\,i\,\frac{\mathrm{M}}{2}\right]\ \left[\frac{\mathrm{M}}{2}\,i\,\mathrm{L}\right]m\right]$$

Dans le nœud, les deux M/2 se rapprochent et forment le massif central qui ici est de toute évidence : M.

*Scutellaria altissima* L. — Celle-ci montre un parcours de faisceaux identique à *Nepeta cataria* L avec cette seule différence que la scission des faisceaux centraux se fait vers la base du pétiole à une plus grande distance du nœud que *Nepeta cataria* L.

* * *

A la lumière de ces quelques observations, nous pensons qu'en suivant l'évolution de la nervure médiane depuis le sommet de la feuille jusque dans la tige, nous aurons une indication sur l'évolution du système vasculaire des Labiées.

Juillet 1939.